

# Über den Nahrungserwerb der Calyptraeidae (Gastropoda Prosobranchia) Morphologie, Histologie und Funktion der am Nahrungs- erwerb beteiligten Organe

Von Bernhard Werner

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland, List auf Sylt  
Forschungsinstitut der Bundesanstalt für Fischerei  
(Mit 27 Abb. und 2 Tabellen im Text)

## Inhaltsübersicht

A. Einleitung — B. Übersicht über die Vorgänge beim Nahrungserwerb — C. Die erste Filtrationsstufe, das Mantelschleimfilter — I. Das Bildungsorgan, die Mantelfilterdrüse — 1. Lage — 2. Oberflächenstruktur — 3. Anatomie und Histologie — 4. Gefäß- und Nervenversorgung — 5. Arbeitsweise — II. Die Transportvorrichtung, Flimmerstreifen und Flimmerfurche — III. Das Sammelorgan, die Futtertasche — IV. Die Koordinierung des Bildungs-, Transport- und Sammelvorganges — V. Der Drüsenzellstreifen auf dem Mantelrand von Calyptraea — D. Die zweite Filtrationsstufe, das Kiemenschleimfilter — I. Das Bildungsorgan, der Endostyl — 1. Oberflächenstruktur — 2. Anatomie und Histologie — 3. Arbeitsweise — 4. Vergleich des Mantel- und Kiemenschleimfilters — II. Die Transport- und Stützvorrichtung, die Kieme — III. Die Sammelvorrichtung, Kiemenrand und Futterrinne — E. Die Bedeutung der Hypobranchialdrüse — F. Besprechung der Ergebnisse — G. Der Nahrungserwerb als physiologisches und ökologisches Problem — H. Zusammenfassung — I. Literaturverzeichnis

## A. Einleitung

Das Verbreitungsgebiet der rein marinen Prosobranchier-Familie Calyptraeidae ist auf das Litoral der wärmeren Meere und ihrer Randgebiete beschränkt. Die zu dieser Familie gehörenden Formen führen eine mehr oder weniger festsitzende Lebensweise, womit charakteristische Besonderheiten der Morphologie und des Verhaltens verbunden sind. Das sehr flache, kegel- oder mützenförmige Gehäuse besitzt nur wenige Windungen oder läßt solche nahezu vollständig vermissen. Der Form des Gehäuses entsprechend ist auch der Weichkörper sehr flach. Seine besonderen Kennzeichen sind: der langgestreckte Vorderkörper, der kurze, wenig gewundene oder fast gerade Eingeweidesack, die starke Ausbildung der Kieme und im Zusammenhang damit der weit nach vorn über den Kopf vorgezogene Mantel, sowie der zu einem Saugnapf umgewandelte Fuß.

Der festsitzenden Lebensweise entspricht die besondere Art des Nahrungserwerbs: Die Calyptraeiden sind Wasserstromfiltrierer, die ihre Nahrung, Plankton und Detritus, durch Filtration des von der Kieme erzeugten Atem-

wasserstromes gewinnen, wie zuerst ORTON (1912 a, b, 1914) erkannt und an den Arten *Crepidula fornicata* L. und *Calyptraea chinensis* Lam. untersucht hat. ORTONS Angaben über die morphologischen Verhältnisse und funktionellen Zusammenhänge sind im wesentlichen auch heute noch gültig und wurden in der Literatur mehrfach vergleichend und zusammenfassend behandelt (ANKEL 1936, 1938, YONGE 1938, HAGMEIER 1951, WERNER und GRELL 1950).

Wie bekannt, ist die amerikanische Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* L. seit etwa 1931 an die deutsche Nordseeküste eingewandert und stellt jetzt eine im nordfriesischen Wattenmeer recht häufige Form dar. Bei Untersuchungen über die Biologie dieses auch durch seine Geschlechts- und Fortpflanzungsverhältnisse interessanten Prosobranchiers zeigte sich, daß der Nahrungserwerb ein sehr komplexer Vorgang ist, und daß das Bild, wie es sich aus den bisherigen Darstellungen ergibt, der Vervollständigung bedarf. In einer kurzen Mitteilung (WERNER 1951) wurde bereits als erstes Ergebnis berichtet, daß eine regelrechte Filtration nicht nur, wie bisher bekannt, im Kiemenraum stattfindet, sondern daß der Atemwasserstrom bereits vor dem Eintritt in den Kiemenraum mittels eines gewebeartigen Schleimfilters filtriert wird. *Crepidula* verfügt daher über eine doppelte Filtrationseinrichtung für den Nahrungserwerb.

Die eingehendere Darstellung des Nahrungserwerbs der Calyptraeiden auf Grund der bisherigen Kenntnisse und der Ergebnisse der eigenen Beobachtungen ist das Ziel der vorliegenden Arbeit. Das wichtigste Hilfsmittel für die hier versuchte Funktionsanalyse ist die gründliche Beobachtung des lebenden Organismus, wofür eine genaue Kenntnis der Morphologie und des anatomisch-histologischen Aufbaues, damit auch die Anwendung histologischer Untersuchungsmethoden unerlässlich sind.

Für die Untersuchungen wurde hauptsächlich die Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* L. verwandt. Um zu prüfen, ob sich die festgestellten Besonderheiten auf diese Art beschränken oder der Familie Calyptraeidae allgemein zukommen, wurde die Untersuchung auf die zweite europäische Gattung *Calyptraea* ausgedehnt, die mit der Art *C. chinensis* Lam. im Mittelmeer bei Neapel häufig ist. Daher waren auch an dieser Art Lebenduntersuchungen möglich. Weiterhin konnte von den Gattungen *Crepidula*, *Crucibulum*, *Crepidipatella* fixiertes Material untersucht werden, und zwar von folgenden außer-europäischen Arten:

<i>Crepidula unguiformis</i> L., (= <i>C. plana</i> Say)	Fundort Atlant. Küste bei New York,
<i>C. dilatata</i> Lam. var. <i>strigata</i> Orb	Fundort Paz. Küste bei Callao, Peru,
<i>C. adunca</i> Sowerby	Fundort Paz. Küste bei Monterey, Kalif.,
<i>C. perforans</i> Valenciennes (?)	Fundort Paz. Küste bei Monterey, Kalif.,
<i>Crucibulum scutellatum</i> Gray	Fundort Paz. Küste bei Tumbez, Peru,
<i>Crepidipatella lingulata</i> Gould	Fundort Paz. Küste bei Carmel Point, Kal.

Aus der Übereinstimmung der morphologischen Verhältnisse, insbesondere aus dem Vorhandensein und der gleichartigen Ausbildung der am Nahrungserwerb beteiligten Organe, kann für diese Arten und Gattungen auf die gleiche Form des Nahrungserwerbs mittels einer doppelten Filtration geschlossen werden. Daher können die hier für *Crepidula fornicata* und *Calyptraea chinensis* mitgeteilten Befunde als zutreffend für die ganze Familie Calyptraeidae angesehen werden.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft bin ich zu großem Dank verpflichtet, weil sie mir durch die Gewährung einer Forschungsbeihilfe auch die hier mitgeteilten Untersuchungen erleichtert hat. Ebenso habe ich für ein Reisestipendium zu danken, das meiner Frau und mir den Aufenthalt an der Zoologischen Station Neapel im März—April 1951 ermöglichte. Besonderen Dank möchte ich auch dem Direktor dieser Station, Herrn Prof. R. Dohrn, aussprechen, der uns einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellte. Für die entgegenkommende Erfüllung unserer Wünsche danke ich auch den anderen Herren der Station, Dr. P. Dohrn, Dr. Bacci und Dr. Battaglia. Schließlich habe ich den Herren Prof. T. T. Chen, University of Southern California, Los Angeles, und Dr. S. Jaekel, Zoolog. Museum der Humboldt-Universität, Berlin, für die liebenswürdige Überlassung fixierten Materials zu danken. Meiner Frau, Dr. Erika Werner, geb. Moser, möchte ich auch an dieser Stelle für die verständnisvolle Mithilfe bei den Untersuchungen in Neapel sowie für die Anteilnahme an ihrem Fortschreiten herzlich danken.

## B. Übersicht über die Vorgänge beim Nahrungserwerb

Beim Nahrungserwerb der Calyptraeiden lassen sich allgemein folgende Einzelvorgänge unterscheiden: a) die Filtration des von der Kieme erzeugten Wasserstromes, b) der Transport der abfiltrierten Partikel zu den Sammelstellen, c) die Formung der Partikel zu größeren Nahrungskörpern, deren Transport zum Mund und ihre Aufnahme mittels der Radula.

Als Grundlage für die genauere Darstellung der Einzelheiten soll zunächst eine kurze Übersicht über die Vorgänge des Nahrungserwerbs gegeben werden. Die Abkürzungen beziehen sich auf die Schemata Abb. 1—3.

1. Der Wasserstrom, der durch den gerichteten Wimperschlag der Kiemenfilamente erzeugt wird und gleichzeitig dem Gasaustausch und dem Nahrungserwerb dient, tritt als Ingestionsstrom (IS) auf der linken Seite in den Kiemenraum ein, der durch die Kieme (Ki) in die links-ventral gelegene Ingestionskammer (IK) und die rechts-dorsal gelegene Egestionskammer (EK) getrennt wird. Nach dem Durchtritt durch die Spalten zwischen den Kiemenfilamenten (Kf) verläßt der Wasserstrom den Kiemenraum als Egestionsstrom (ES) auf der rechten Seite des Tieres. Der Mantelrand hat auf der linken Seite die Form einer vorgezogenen Kante, die daher Mantelkante (Mk) genannt wird. Der Spalt zwischen der Mantelkante und dem durch den Nackenlappen (Nl) verbreiterten Vorderkörper ist die Eintrittsstelle für den Ingestionsstrom und soll als Ingestionsöffnung (IO) bezeichnet werden. Vor dieser spaltförmigen Ingestionsöffnung wird in der in den Abb. 1, 2 dargestellten Weise ein bandförmiges Schleimfilter ununterbrochen von hinten nach vorn durchgezogen, das Mantelschleimfilter (Msf) (WERNER 1951); es ist ein sehr feines, unsichtbares Gewebe aus Quer- und Längsfäden und fängt die gröberen Partikel sowie einen Teil der feinen auf. Erst dadurch wird es sichtbar, und zwar um so deutlicher, je mehr Partikel vom Atemwasserstrom mitgeführt werden und an dem klebrigen Schleimfilter hängenbleiben. Das Mantelschleimfilter wird von der Filterdrüse (Mfd) (WERNER 1951) gebildet, die sich auf der Innen- = Oberseite der Mantelkante befindet. Transportiert und gehalten wird das Filterband auf der linken Seite durch einen Flimmerstreifen (Fs) auf der Außen- = Unterseite der Mantelkante, auf der rechten Seite durch eine Flimmerfurche (Ff) auf der Oberseite des Vorderkörpers. Vorn wird das Filterband in die Futtertasche (Ft) (food pouch, ORTON 1912 b) aufgenommen, eine Hautfalte des Mantelrandes, wo es zusammengeschoben und aufgerollt wird. So werden in diesem Sammelorgan aus dem Filterband und den daran

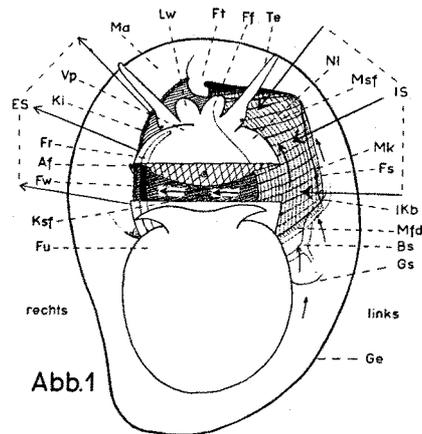


Abb. 1. Filtration des Atemwasserstroms bei den Calyptraeiden. Schemat. Zeichnung der Ventralseite von *Crepidula fornicata* L. IS Ingestionsstrom, ES Egestionsstrom, Af After, Bs Blutsinus, Ff Flimmerfurche, Fr Futterrinne, Fs Flimmerstreifen, Ft Futtertasche, Fu Fuß, Fw Futterwurst, Ge Gehäuse, Gs Gehäuseseptum, Ki Kieme, Ksf Kiemenschleimfilter, Ikb linke Kurvenbahn, Lw Lippenwulst, Ma Mantel, Mfd Mantelfilterdrüse, Mk Mantelkante, Mstf Mantelschleimfilter, NI Nackenlappen, Te Tentakel, Vp Verschlussplatte der Futterrinne

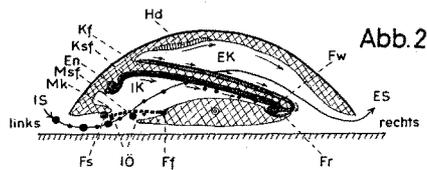


Abb. 2. Filtration des Atemwasserstromes bei den Calyptraeiden. Schematischer Querschnitt durch den Vorderkörper von *Crepidula fornicata* L. IK Ingestionskammer, EK Egestionskammer, IO Ingestionsöffnung, En Endostyl, Hd Hypobranchialdrüse, Kf Kiemensfilament. Übrige Bezeichnungen wie in Abb. 1. Osphradium nicht eingezeichnet. Der Wasserstrom IS → ES führt grobe • und feine · Partikel mit sich. Das Mantelschleimfilter, die erste Filtrationsstufe, fängt die groben und einen Teil der feinen, das Kiemenschleimfilter, die zweite Filtrationsstufe, den Rest der feinen Partikel auf.

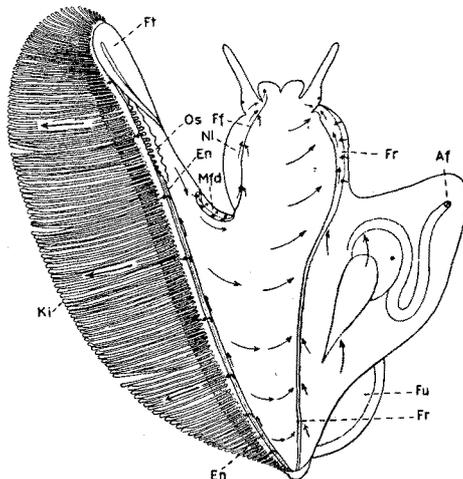


Abb. 3. *Crepidula fornicata* L. Präparationsskizze, Dorsalansicht, Dach des geöffneten Kiemerraumes nach beiden Seiten umgeklappt. Os Osphradium. Übrige Bezeichnungen wie in Abb. 1, 2. Die Pfeile geben die Richtung des Wimperschlages an.

hängenden Partikeln größere Nahrungskörper geformt. Da sich die Futtertasche unmittelbar vor dem Munde befindet, können die Nahrungsballen leicht mit der vorgestreckten Radula ergriffen und in den Pharynx aufgenommen werden. Führt das Filterband unbrauchbare Stoffe oder zuviele Nahrungspartikel heran, so wird es aus der Futtertasche nach draußen ausgestoßen. So ist die Entstehung der sogenannten Pseudofaeces (DODGSON 1928) zu erklären, die als schleimige, unregelmäßig geformte Klümpchen am Vorderrand des Gehäuses liegen und von den echten Faeces, festen geformten Kotpillen, zu unterscheiden sind.

2. Die feineren Partikel, die die Maschen des Mantelschleimfilters passiert haben, gelangen mit dem Wasserstrom in die Ingestionskammer und werden vor dem Durchtritt durch die Spalten zwischen den Kiemenfilamenten von einer Schleimschicht aufgefangen, die entsprechend als Kiemenschleimfilter (Ksf) zu bezeichnen ist. Dieses Filter wird von einer Drüsenleiste an der Kiemenbasis, dem Endostyl (En) (ORTON 1914), gebildet und zieht sich als Fließband ununterbrochen von links nach rechts über die Fläche der Kieme bis zu ihrem freien Rand hin. Hier gerät das Filter in den Bereich der Futterrinne (Fr) (food groove, ORTON 1912 b) auf der Oberseite des rechten Nackenlappens, wo es wie ein Teppich eingerollt und zur Futterwurst (Fw) geformt wird. Diese wird in der Futterrinne nach vorn in die Nähe des Mundes geführt, hier von der Radula ergriffen und in den Pharynx befördert.

Aus der Übersicht geht hervor, daß der wichtigste Vorgang des Nahrungserwerbs die Filtration des Atemwasserstromes ist, die durch die beiden Stufen des Mantel- und Kiemenschleimfilters erfolgt. Beide Filter sind der Entstehung und Wirkungsweise nach völlig getrennt und arbeiten dem äußeren Mechanismus nach unabhängig voneinander. Entsprechend der mechanischen Trennung haben beide Schleimfilter ihre besondere Lage im Organismus und ihre besonderen Bildungs-, Transport- und Sammelorgane.

### C. Die erste Filtrationsstufe, das Mantelschleimfilter

Bei der Untersuchung des Mantelschleimfilters und seiner Funktion müssen folgende Einzelvorgänge unterschieden werden:

1. die Bildung des Filterbandes durch die Filterdrüse, 2. sein Transport durch die seitlichen Transportbahnen, 3. die Aufnahme in das Sammelorgan.

#### 1. Das Bildungsorgan, die Mantelfilterdrüse

##### 1. Lage

Das Bildungsorgan des aus Schleim bestehenden Filters ist eine Drüse; sie liegt am Eingang zum hinteren Teil des Kiemenraumes, der sich in den Eingeweidetasche hinein erstreckt, und zwar auf der Innen- = Oberseite der über das Gehäuseseptum vorgezogenen Mantelkante. Die Filterdrüse ist daher bei der Betrachtung der Unterseite nicht zu sehen, und nur bei sehr durchsichtigen Tieren, etwa bei Jungtieren oder bei Hungertieren, scheinen ihre Umrisse nach außen durch. Ihre Lage ist in der Abb. 1 angedeutet (vgl. WERNER 1951, Fig. 1, pag. 99). Für die genaue Ermittlung der Lagebeziehungen sowie für die nähere Untersuchung ist es notwendig, den Weichkörper aus dem Gehäuse herauszulösen, das Manteldach zu durchschneiden und so die Kiemen-

höhle zu öffnen (Abb. 3; Präparationstechnik und Schnittführung s. WERNER und GRELL 1950). Die Filterdrüse wird dann auf dem Mantelrand in dem Winkel zwischen Vorderkörper und vorderem Teil des Mantels sichtbar; sie ist daher genauer als Mantelfilterdrüse zu bezeichnen.

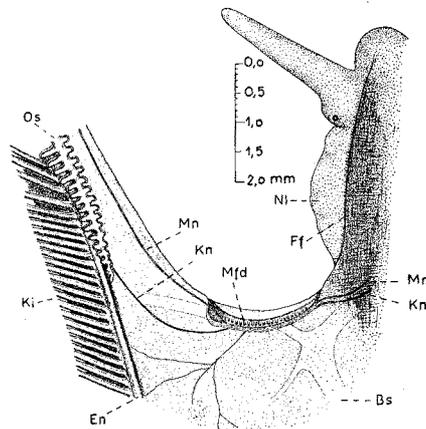


Abb. 4. *Calyptraea chinensis* Lam. Teilzeichnung des präparierten Tieres. Bs Blutsinus, En Endostyl, Ff Flimmerfurche, Ki Kieme, Kn Kiemennerv, Mfd Mantelfilterdrüse, Mn Mantelnerv, NI Nackenlappen, Os Oosphradium. Abb. Zeichenapp. v. Leitz

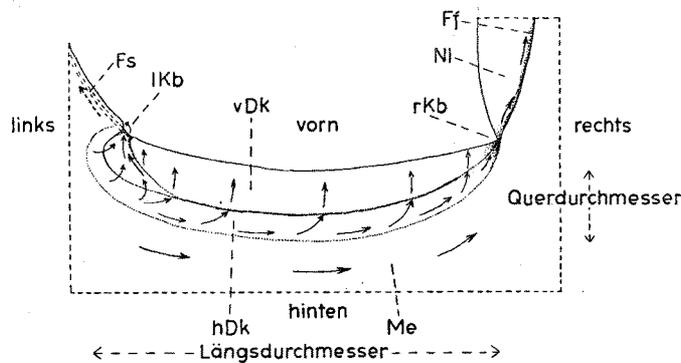


Abb. 5. Lagebeziehungen und Richtungen des Wimperschlag der Mantelfilterdrüse. Schema. vDk vorderer, hDk hinterer Drüsenkomplex, Ff Flimmerfurche, Fs Flimmerstreifen, Me Mantelepithel, NI Nackenlappen, IKb linke, rKb rechte Kurvenbahn

Für *Crepidula* ist charakteristisch, daß der Vorderrand der Mantelfilterdrüse mit dem Rand der Mantelkante zusammenfällt. Bei *Calyptraea* ist die Drüse etwas zurückverlagert, so daß sich zwischen ihrem Vorderrand und dem Rand der Mantelkante ein schmaler Gewebstreifen befindet (Abb. 4, 9). Diese Differenz ist konstant. Ihrer Längsausdehnung nach liegt die Drüse schräg zur Vorn-Hinten-Achse des Tieres (s. Abb. 1, 3). Die sich daraus ergebenden Lagebeziehungen werden im Interesse einer unmißverständlichen Beschreibung durch die Bezeichnungen des Schemas Abb. 5 festgelegt.

Bei größeren Exemplaren von *Crepidula* ist die Lage der Mantelfilterdrüse am präparierten Tier schon mit bloßem Auge erkennbar, weil sie sich durch ihren Pigmentmangel von dem sie auf den Seiten und hinten umgeben-

den, mehr oder weniger stark pigmentierten Mantelepithel deutlich abhebt (vgl. die fotogr. Abb. 8).

Bei *Calyptraea* ist der Weichkörper meist nur sehr schwach oder überhaupt nicht pigmentiert und hat dadurch eine gelblich-weiße Färbung. Daher ist bei dieser Art kein Farbunterschied zwischen der Filterdrüse und dem Mantelepithel vorhanden, und es bedarf stärkerer Vergrößerungen, um die Filterdrüse ohne Vitalfärbung (s. u. S. 284) aufzufinden und genauer zu lokalisieren. Daß das bei sämtlichen Tieren beider Arten, also auch der unpigmentierten *Calyptraea*, in übereinstimmender Weise möglich ist, beruht auf ihrer besonderen Oberflächenstruktur, die ihre genaue Abgrenzung vom Mantelgewebe auch ohne das Vorhandensein von Pigmentunterschieden gestattet.

## 2. Oberflächenstruktur

Die äußerlich erkennbaren Bauelemente der Filterdrüse sind Wimper- und Drüsenzellen, die durch ihre Größe und Anordnung die Eigenschaften der Oberflächenstruktur hervorrufen. Die Filterdrüse besteht aus zwei Hauptabschnitten, die als hinterer (a) und vorderer (b) Abschnitt zu bezeichnen sind. Bei *Crepidula* werden sie durch einen pigmentierten Längsstreifen getrennt, der allerdings nicht bei allen Tieren mit gleicher Deutlichkeit ausgebildet ist, da in den Zellen zuweilen nur die gelblichen oder bräunlichen Vorstufen der schwarzen Pigmentkörnchen vorhanden sind. Zwischen diese beiden Abschnitte ist auf der linken Seite keilförmig ein dritter Komplex (c) eingeschoben (s. Abb. 4, 5), der sich ebenfalls durch seine Pigmentumrandung abgrenzt. Bei *Calyptraea* fehlt, wie erwähnt, die Pigmentierung, so daß die drei Abschnitte lediglich durch die Oberflächenstruktur und die verschiedene Richtung des Wimperschlagelages voneinander unterschieden werden können.

a) Das wichtigste Kennzeichen des hinteren Abschnittes ist die vollkommen gleichmäßige Verteilung der Drüsen- und Wimperzellen; letztere sind an der Oberfläche zwischen die Drüsenzellen eingesprengt und stehen sehr dicht, so daß die ganze Fläche dieses Abschnittes eine scheinbar geschlossene Wimperbedeckung hat, während die Wimperzellen im angrenzenden Mantelepithel gruppenweise verstreut liegen. Weiterhin bilden die größeren polygonalen Zellen des Mantelepithels ein Plattenepithel, die im Umriß kleineren Zellen des hinteren Komplexes dagegen ein Prismenepithel. Die Richtung des Wimperschlagelages ist im benachbarten Mantelepithel und am hinteren Rand der Filterdrüse die gleiche. Dadurch entsteht in dieser Region ein schräg von vorn nach hinten bzw. von links nach rechts gerichteter Wimperstrom, wenn man seine Richtung auf die Vorn-Hinten-Achse des Tieres bzw. auf die Lageverhältnisse der Filterdrüse bezieht (vgl. Abb. 3 und 5). Die genauere Prüfung des Wimperstroms im hinteren Komplex zeigt, daß er nicht durchgehend von links nach rechts verläuft, sondern unter einem bestimmten Winkel auf den vorderen Komplex hin, wie es in der Abb. 5 gezeichnet ist.

b) Vom hinteren Drüsenkomplex unterscheidet sich der vordere in ganz auffallender Weise, weil hier Drüsen- und Wimperzellen nicht gleichmäßig verteilt, sondern zu Reihen und Streifen angeordnet sind, die sich quer zum Längsdurchmesser der Drüse erstrecken und dadurch der Vorn-Hinten-Achse des Tieres annähernd parallel gerichtet sind. Außerdem sind die Wimperzellen mit längeren und kräftigeren Wimpern ausgestattet. Der Wimperschlagel der Wimperzellstreifen ist senkrecht zum Längsdurchmesser der Drüse, also zu ihrem vorderen Rand hin gerichtet. Am Lebendpräparat treten die Wim-

perstreifen durch den lebhaften Schlag der Cilien deutlich in Erscheinung. Bei näherem Zusehen erkennt man, daß die Wimperzellen meist in etwas eingesenkten Rippen liegen, zwischen denen sich die etwas erhabenen, streifenförmigen Gruppen der Drüsenzellen befinden. Diese Drüsenzellstreifen sind im hinteren Teil des vorderen Komplexes am größten und spalten sich zum vorderen Rand hin in kleinere Gruppen von Drüsenzellen auf. Im vorderen Randgebiet sind Drüsen- und Wimperzellen wieder gleichmäßig verteilt.

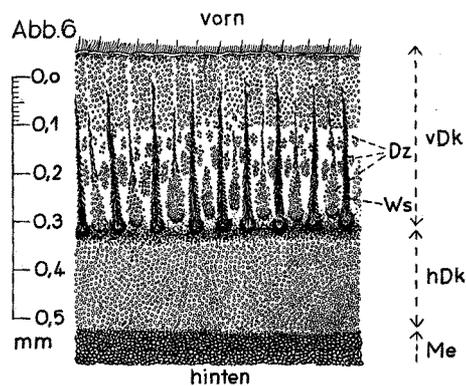


Abb. 6. *Crepidula fornicata* L. Oberflächenstruktur der Mantelfilterdrüse eines erwachsenen Tieres. vDk vorderer, hDk hinterer Drüsenkomplex, Me Mantelepithel, Dz Gruppen von Drüsenzellen des vorderen Komplexes, Ws Wimperstreifen. Nur die Drüsenzellen eingezeichnet. Lebendpräparat. Abb. Zeichenapp. v. Leitz

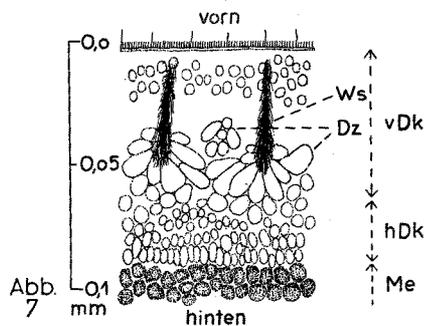


Abb. 7. *Crepidula fornicata* L. Oberflächenstruktur der Mantelfilterdrüse eines Jungtieres von 3,0 mm Länge. Bezeichnungen und techn. Anmerkungen wie in Abb. 6

Diese besondere Anordnung der Bauelemente im hinteren und vorderen Komplex verleiht der Filterdrüse ein charakteristisches Muster. Die zeichnerische Wiedergabe der Oberflächenstruktur, wie sie bei *Crepidula* für Tiere mittlerer Größe (20—30 mm Länge) zutrifft, ist in Abb. 6 versucht (vgl. WERNER 1951, Fig. 5, pag. 107), während die Photographie Abb. 8 den typischen Eindruck des Organs am lebenden Tier vermitteln kann. Der Unterschied zwischen Vorder- und Hinterkomplex tritt deutlich heraus, weiterhin vor allem das Bauprinzip des vorderen Abschnittes.

Die mikroskopische Prüfung eines Deckglaspräparates zeigt, daß im vorderen Komplex mit der Anordnung der Drüsen- und Wimperzellen zu äußerlich abwechselnden Streifen nicht durchgehend eine scharfe Sonderung dieser beiden Zellelemente gegeben ist. Das ist am leichtesten bei der Filterdrüse von Jung-

tieren erkennbar, bei der die geringere Zellzahl die Verteilung der Drüsen- und Wimperzellen besonders deutlich macht (Abb. 7). Am Übergangsteil zwischen hinterem und vorderem Komplex erstrecken sich die großen flaschenförmigen Drüsenzellen mit ihrem Hals in die Wimperstreifen hinein, zwischen denen überdies isolierte Gruppen von Drüsenzellen liegen. Prinzipiell die gleiche Anordnung weist der vordere Drüsenkomplex auch bei den größeren Tieren von *Crepidula* auf. Bei ihnen wird mit zunehmendem Wachstum die Zahl der Wimper- und Drüsenzellstreifen vermehrt, so daß sie dichter zusammengeschoben werden; außerdem spalten sich die Drüsenzellstreifen in der geschilderten Weise auf. Bei den großen Exemplaren von *Crepidula* (30—55 mm) liegen Drüsen- und Wimperzellstreifen so dicht nebeneinander, daß das in den Abbildungen wiedergegebene Muster nicht mehr mit gleicher Deutlichkeit erkennbar ist.

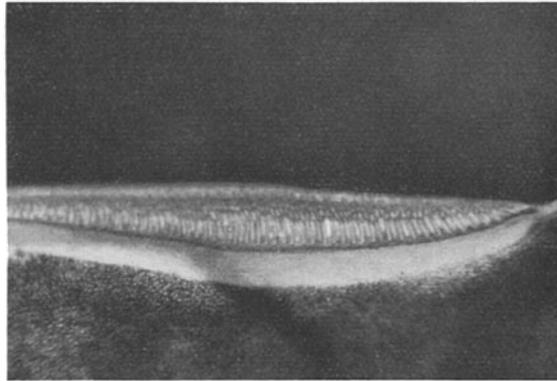


Abb. 8. *Crepidula fornicata* L. Oberflächenstruktur der Mantelfilterdrüse. Lebendpräparat. Unret. Phot. Vergr. ca. 40 x

Eine weitere charakteristische Besonderheit der Filterdrüse ist die Krümmung der Oberfläche an der linken (vorderen) und rechten (hinteren) seitlichen Begrenzung. Die Eigenschaft, daß die Oberfläche der Filterdrüse auf den Seiten nicht wie bei dem größten Teil der Fläche mehr oder weniger eben, sondern gekrümmt ist, wurde durch die Bezeichnung „Kurvenbahn“ (WERNER 1951) wiederzugeben versucht (vgl. Abb. 3, 4, 5). In der linken Kurvenbahn wird nämlich die Fläche der Filterdrüse durch die Windung von der Innenseite = Oberseite der Mantelkante auf deren Außen- = Unterseite umgelenkt. Hier setzt sie sich in den Wimperstreifen (Fs Abb. 1, 2, 5) der Mantelkante fort, der die eine, nämlich die linke seitliche Transportbahn des von der Filterdrüse gebildeten Schleimfilters ist. In der rechten Kurvenbahn geht die Oberfläche der Filterdrüse in die Fläche der Dorsalseite des Vorderkörpers über; dadurch wird die direkte Verbindung der Filterdrüse mit der Flimmerfurche (Ff Abb. 1, 2, 3, 5) auf der Oberseite des Vorderkörpers hergestellt, der anderen, nämlich der rechten seitlichen Transportbahn des Mantelschleimfilters.

c) Linke und rechte Kurvenbahn weisen einen grundsätzlichen Unterschied auf. In der rechten Kurvenbahn wird die Fläche der sich hier verschmälernden Filterdrüse einfach durch die Windung zur Kurvenbahn, ohne daß die Oberfläche eine zusätzliche Besonderheit der Struktur erkennen läßt. Die linke Kurvenbahn dagegen ist von der übrigen Drüsenfläche als dritter Komplex deutlich abgegrenzt. In diesem keilförmig eingeschobenen Komplex

sind Drüsen- und Wimperzellen gleichmäßig verteilt, wie es auch im hinteren Komplex der Fall ist. Ein wesentlicher Unterschied besteht aber in der Richtung des Wimperschläges, der genau dem Verlauf der Kurvenbahn folgt und auf dieser Seite sofort zum Vorderrand der Drüse führt (s. Abb. 5). Diese Besonderheit, die die linke Kurvenbahn vor der rechten auszeichnet, deutet darauf hin, daß der ersteren bei der Tätigkeit der Filterdrüse noch eine besondere Aufgabe zukommt.

Schließlich ist ergänzend zu erwähnen, daß sich am Vorderrand der Filterdrüse noch in geringen Abständen Sinneshaare befinden, die sich durch ihre Länge von den Cilien der Wimperzellen unterscheiden (Abb. 6, 7). Beim lebenden Tier führen diese Sinneshaare langsame Bewegungen von oben nach unten aus.

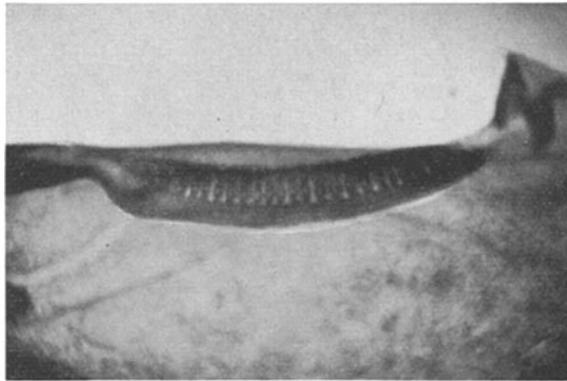


Abb. 9. *Calyptraea chinensis* Lam. Mantelfilterdrüse. Fixiertes und gefärbtes Totalpräparat. Unret. Photo. Vergr. ca. 35 x

Die vergleichende Untersuchung der Oberflächenstruktur der Filterdrüse bei *Calyptraea* ergab, daß das gleiche Bauprinzip verwirklicht ist wie bei *Crepidula*. Die drei Abschnitte sind in der gleichen Weise vorhanden und lassen die gleichen Unterschiede in der Verteilung der Drüsen- und Wimperzellen erkennen. Ebenso ist auch die Richtung der durch die Tätigkeit der Wimperzellen erzeugten Wimperströme die gleiche. Indessen finden sich geringe Unterschiede, die sich einmal auf die Form der Filterdrüse erstrecken. Das ganze Organ ist bei *Calyptraea* (s. Abb. 4, 9) etwas schmaler und langgestreckter als bei *Crepidula*; insbesondere ist der hintere Drüsenkomplex bei *Calyptraea* relativ schmaler als der vordere (vgl. Tabelle 1).

Weiterhin ist von besonderem Interesse, daß sich bei den erwachsenen Exemplaren von *Calyptraea* das gleiche Baumuster findet, das die jüngeren Exemplare von *Crepidula* aufweisen. Das bezieht sich einmal auf die Anzahl der Drüsen- und Wimperzellstreifen, die auch bei den größten Exemplaren von *Calyptraea* (maximale Größe ca. 20 mm) stets geringer ist als bei den großen Pantoffelschnecken, während die Unterschiede in der Zahl der Wimper- und Drüsenzellstreifen bei gleich großen Tieren beider Arten, d. h. bei ausgewachsenen Tieren von *Calyptraea* und Jungtieren von *Crepidula* wesentlich geringer sind. Das ist für die Zahl der Wimperstreifen in der Tabelle 1 belegt.

Außerdem fehlt bei den erwachsenen Tieren von *Calyptraea* wie bei den Jungtieren von *Crepidula* die mehrfache Aufspaltung der Drüsenzellstreifen

zum vorderen Rand hin, wie es für die größeren Tiere von *Crepidula* beschrieben ist.

Tabelle 1  
Größenverhältnisse der Mantelfilterdrüse und Zahl der Wimperstreifen ihres vorderen Komplexes bei *Crepidula* und *Calyptraea*  
Maße in Teilstrich, 1 Teilstrich = 27  $\mu$

Lfd. Nr.	Länge der Tiere mm	Mantelfilterdrüse				Zahl der Wimperstreifen
		Länge	Breite			
			Gesamt	vorderer Komplex	hinterer Komplex	
<i>I. Crepidula fornicata</i> L.						
1	7,3	35	7	5	2	ca. 19
2	8,6	40	7	4	3	ca. 19
3	9,0	43	7	5	2	ca. 18
4	9,0	46	10	7	3	ca. 24
5	9,2	49	8	5	3	ca. 23
6	9,5	50	8,5	5	3,5	ca. 22
7	10,0	55	11	8	3	ca. 25
8	11,5	60	9	6	3	ca. 25
9	12,6	70	11	8	3	ca. 27
10	13,0	80	11	7	4	ca. 29
11	17,0	80	15	10	5	ca. 30
12	20,0	100	16	11	5	ca. 40
13	28,0	120	22	15	7	ca. 45
14	38,0	—	—	—	—	78
Durchschnitt			8,95	6,0	2,95	
1—10			100 %	67 %	33 %	
<i>II. Calyptraea chinensis</i>						
1	7,2	40	5	4	1	ca. 18
2	8,3	47	5	4	1	—
3	9,2	40	6,5	5	1,5	ca. 18
4	9,2	58	6,0	5	1	ca. 18
5	9,4	—	—	—	—	ca. 21
6	10,0	50	6	4	2	—
7	10,5	50	9	6	3	ca. 19
8	10,7	55	9	7	2	ca. 18
9	12,0	50	8	5	3	—
10	12,5	—	6	4,5	1,5	—
11	19,8	65	17	11	6	ca. 30
Durchschnitt			6,7	4,9	1,8	
1—10			100 %	73 %	27 %	

### 3. Anatomie und Histologie

Bei der histologischen Untersuchung der Filterdrüse empfiehlt es sich, Schnittserien sowohl von ganzen Tieren, wie auch von Mantelstücken mit der Filterdrüse anzufertigen. Letzteres ist notwendig, wenn man genaue Quer- und Längsschnitte herstellen will. Das gilt in gleicher Weise auch für den Endostyl. Fixierung mit Bouins Gemisch. Schnittdicke 7—8  $\mu$ , Färbung mit Haematoxylin nach Delafield und nach Heidenhain. Besonders die erstere Färbung ist sehr geeignet, da sie mit einer guten Kernfärbung eine spezifische Färbung der Schleimzellen verbindet. Keine Plasma-Gegenfärbung.

Nach ihrem Aufbau handelt es sich bei der Filterdrüse nicht um eine Drüse im eigentlichen Sinne, sondern um ein einschichtiges Epithel von Drüsen- und Wimperzellen. Daher entleeren sämtliche Drüsenzellen dieses Organs ihr

Schleimsekret getrennt voneinander nach außen. Der in Abb. 10 dargestellte Längsschnitt durch den vorderen Komplex der Filterdrüse von *Calyptraea* gibt den einfacheren Bauplan in der Anordnung der Drüsen- und Wimperzellen zu Streifen wieder, die im Querschnitt getroffen sind. Die Drüsenzellen, die im Leben einen hellen hyalinen Inhalt haben, zeigen nach der Fixierung eine feingranulierte bis schwachschaumige Struktur. Bei Verwendung von Delafields Haematoxylin sind sie je nach dem Grad der Anfärbung rosa bis rotviolett gefärbt, gehören also den Schleimzellen des mukösen Typs an (vgl. ROMEIS, § 2023). Zu beachten ist, daß sowohl Wimper- wie Drüsenzellen der basalen Membran aufsitzen, was den Charakter der Filterdrüse als eines einschichtigen Epithels beweist;

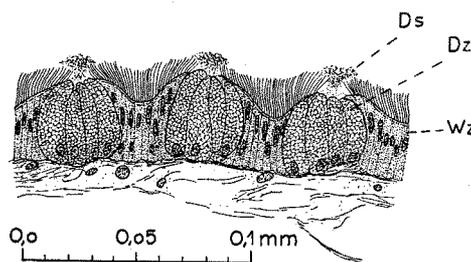


Abb. 10. *Calyptraea chinensis* Lam. Teilzeichnung eines Längsschnittes durch den vorderen Komplex der Mantelfilterdrüse. Dz Drüsenzellen, Ds Drüsensekret, Wz Wimperzellen. Abb. Zeichenapp. v. Leitz

weiterhin, daß die Wimperzellen regelrechte Furchen bilden, mit denen die Drüsenzellstreifen abwechseln. Diese einfache Anordnung trifft nicht für die ganze Fläche des vorderen Drüsenkomplexes zu, da sich insbesondere in dem Übergangsbereich zwischen hinterem und vorderem Drüsenkomplex die Drüsenzellen in die Wimperfurchen hinein erstrecken (s. o. S. 267 f.). Die Schnitte zeigen dann dementsprechend ein etwas komplizierteres Bild. Es ist aber mit Absicht dieser Schnitt mit den einfacheren Verhältnissen gewählt worden, weil dadurch das Verständnis der Funktion der Filterdrüse erleichtert wird (s. unten S. 275 ff.). Die Lage der Kerne ist für Drüsen- und Wimperzellen typisch: bei den ersteren liegen sie stets in der Nähe der Basalmembran, während sie bei den letzteren der Oberfläche genähert sind. Das im Schnitt gefärbte Sekret der Drüsenzellen tritt zwischen den Wimperfurchen an die Oberfläche der Filterdrüse.

Die beiden Querschnitte durch die Filterdrüse von *Calyptraea* (Abb. 11 a, b) sind durch je einen Wimper- und Drüsenzellstreifen des vorderen Komplexes geführt. Dementsprechend kann ein Vergleich beider Schnitte die Unterschiede in der Verteilung der Drüsen- und Wimperzellen dieses Komplexes deutlich machen, während im hinteren Abschnitt keine wesentlichen Unterschiede in der Anordnung beider Zellarten auftreten. Als typische Merkmale zeigen beide Querschnitte noch die etwas größere Länge der Wimpern des vorderen Abschnittes, ferner die Häufung der Wimperzellen in dem Streifen (Wzs) der Übergangszone zwischen dem vorderen und hinteren Abschnitt.

Wie die Untersuchung der Oberflächenstruktur ergeben hatte (s. o. S. 269 f.), befinden sich die ausgewachsenen Exemplare von *Crepidula* auf einer höheren Differenzierungsstufe, die sich in der Vermehrung der Wimper- und Drüsenzellstreifen und der Aufspaltung der letzteren im vorderen Drüsenkomplex ausprägt. Darüber hinaus wird aber allem Anschein nach sowohl im hinteren

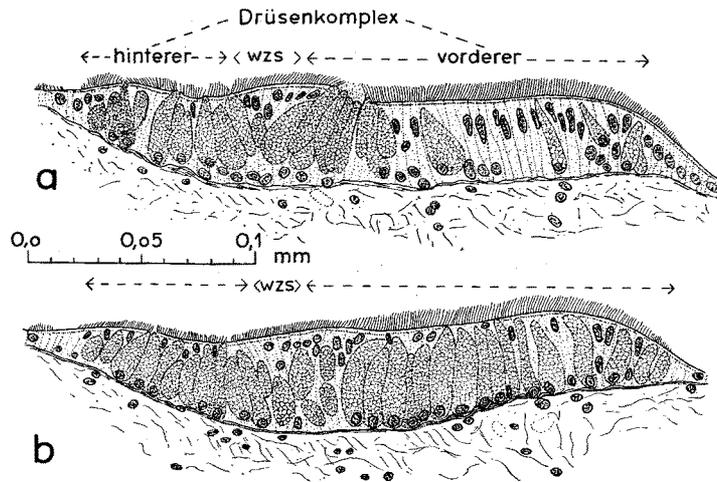


Abb. 11 a, b. *Calyptrea chinensis* L. m. Querschnitte durch die Mantelfilterdrüse, a) durch einen Wimperzellstreifen, b) durch einen Drüsenzellstreifen des vorderen Komplexes. Wzs Zwischenstreifen, in dem die Wimperzellen gehäuft liegen. Abb. Zeichenapp. v. Leitz

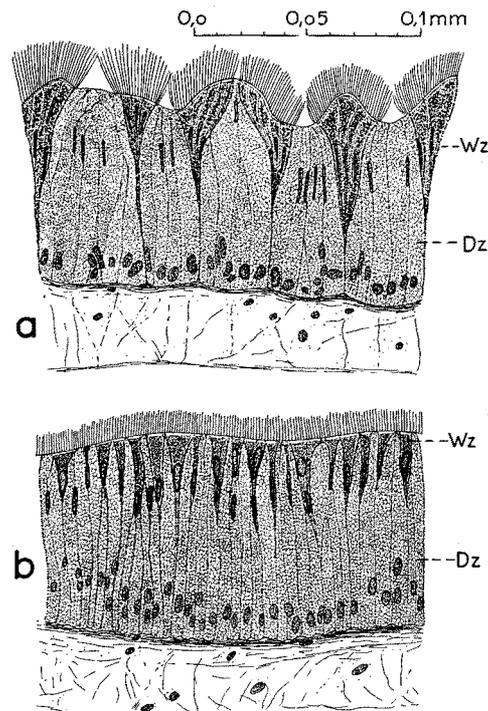


Abb. 12 a, b. *Crepidula fornicata* L. Teilzeichnungen von Längsschnitten durch die Mantelfilterdrüse, a) durch den vorderen Drüsenkomplex, b) durch den hinteren Drüsenkomplex. Dz Drüsenzellen, Wz Wimperzellen. Abb. Zeichenapp. v. Leitz

wie im vorderen Drüsenkomplex die relative Zahl der Drüsenzellen gegenüber der der Wimperzellen vermehrt, was allerdings im Einzelnen noch der Bestätigung durch Zählungen bedarf. Jedenfalls werden die Wimperzellen immer mehr eingeengt, nehmen dadurch eine immer schmalere Form an und

werden schließlich vollständig an die Oberfläche gedrängt. An Längsschnitten durch den hinteren und vorderen Drüsenkomplex einer erwachsenen *Crepidula* läßt sich die höhere Differenzierungsstufe sehr deutlich demonstrieren (Abb. 12 a, b). Der Schnitt durch den hinteren Komplex (Abb. 12 b) bietet wieder das typische Bild der gleichmäßigen Verteilung von Drüsen- und Wimperzellen. Bei den letzteren findet sich aber der eigentliche Zellkörper mit dem sehr schmalen und kompakten Zellkern nur noch an der Oberfläche der Drüse, so daß die Wimperzellen nur noch mit einer sehr dünnen, fadenförmigen, bei den meisten Zellen nicht mehr erkennbaren Verlängerung die Basalmembran erreichen. Die Verlagerung der Wimperzellen an die Oberfläche hat in gleicher Weise im vorderen Drüsenkomplex stattgefunden (Abb. 12 a). Die durch ihr dichtes Plasma intensiv gefärbten Wimperzellen, deren schmale Kerne durch ihre kompakte Beschaffenheit ebenfalls sehr intensiv gefärbt sind, heben sich von den Drüsenzellen mit ihrem feingranulierten bis wabig-schaumigen Inhalt sehr deutlich ab. Einzelne sehr schmale Kerne im mittleren und oberen Bereich der Drüsenzellen, deren Kerne ja stets in der Nähe der Basalmembran liegen, gehören zu Wimperzellen, die von den Wimperstreifen abgesprengt sind, und deren Zelleib so schmal ist, daß er kaum noch erkennbar ist. Die Anordnung der Wimperzellen zu Streifen erklärt zusammen mit der relativen Vermehrung der Drüsenzellen das besondere Bild, daß die Wimperzellen als regelrechte Wimperkämme zwischen den Drüsenzellen eingesprengt erscheinen.

#### 4. Gefäß- und Nervenversorgung

Es ist eine allgemeine Erscheinung, daß Organe mit der Aufgabe einer regelmäßigen intensiven Stoffabscheidung eine stark ausgeprägte Gefäßversorgung haben. Im engeren Bereich der Schleimabsonderung bei den Wirbellosen sei nur vergleichsweise auf den Endostyl der Tunicaten hingewiesen, der medioventral von einem großen Blutgefäß, dem Hypobranchialgefäß, begleitet wird. Bei den Mollusken ist eine intensive Versorgung mit Blutflüssigkeit außer durch weite Gefäße und große Lakunen noch in der Weise verwirklicht, daß das betreffende Organ in einem weitmaschigen Bindegewebe liegen kann, das von zahlreichen kleinen Blutlakunen durchsetzt ist.

Von der Filterdrüse werden ständig große Schleimmengen nach außen abgegeben, was zweifellos eine starke Stoffzufuhr zur Voraussetzung hat. Diese ist dadurch gewährleistet, daß in unmittelbarer Nähe der Filterdrüse eine große Blutlakune verläuft, die sie zum Teil direkt unterlagert (vgl. Abb. 1, 4). Dieser Blutsinus steht hinten in direkter Verbindung mit dem großen Blutlakunensystem des Eingeweidesackes und geht vorn in das Blutlakunensystem des vorderen Mantelrandes über, wie Injektionsversuche mit Farblösungen ergaben. Der Zutritt des Blutsinus zur Filterdrüse befindet sich etwa in der Mitte des Längsdurchmessers; er ist als dunkler Schatten in der linken Bildhälfte der Abb. 8 eben noch erkennbar. Der Blutsinus wölbt sich etwas über die Oberfläche der Außenseite der Mantelkante empor, so daß sein Verlauf beim lebenden Tier leicht verfolgt werden kann (vgl. Abb. 1). In diesem Teil der Filterdrüse befindet sich zwischen Basalmembran und der Blutlakune nur eine sehr dünne Bindegewebsschicht. Die Zufuhr der für die Schleimbildung benötigten Blutflüssigkeit ist also hier unmittelbar gewährleistet. In der rechten Hälfte ist die Versorgung nicht so unmittelbar und direkt; hier befindet sich aber unter der Basalmembran ein sehr lockeres und weitmaschiges Binde-

gewebe mit zahlreichen kleineren Blutlakunen. Daher ist auch in diesem Teil eine intensive Stoffzufuhr möglich.

Die Nervenversorgung der Filterdrüse wurde sowohl durch Präparation des Mantelgewebes wie auch durch Schnittuntersuchungen geprüft. Das bei weitem einfachste und beste Mittel für die Untersuchung der Anatomie des Nervensystems ist, die Tiere längere Zeit vollständig hungern zu lassen; dadurch werden sie so durchsichtig, daß der Verlauf der Nervenstränge beim lebenden Tier leicht ermittelt werden kann.

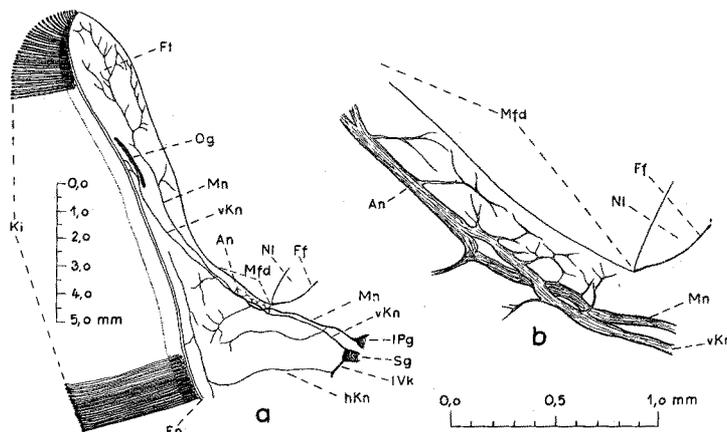


Abb. 13 a, b. *Crepidula fornicata* L. a) Nervenversorgung des linken Mantelrandes und der Kieme, b) Nervenversorgung der Mantelfilterdrüse, Teilzeichnung von a). An Anastomose, En Endostyl, Ff Flimmerfurche, Ft Gebiet der Futtertasche, Ki Kieme, vKn vorderer, hKn hinterer Kiemennerv, Mn Mantelnerv, Mfd Gebiet der Mantelfilterdrüse, NI Nackenlappen, Og Osphradialganglion, IPg linkes Pleuralganglion, Sg Supraoesophagealganglion, IVk linkes Visceral-Konnektiv. Lebendpräparat v. Hungertier. Abb. Zeichenapp. v. Leitz

In der unmittelbaren Nähe der Filterdrüse verlaufen parallel zu ihr zwei starke Nervenstränge, durch die sie zum Teil direkt unterlagert wird. Es sind dies der linke Mantelnerv, der aus dem linken Pleuralganglion entspringt, und der vordere Kiemennerv, der vom Supraoesophageal- (Supraintestinal-) Ganglion seinen Ausgang nimmt. In unmittelbarer Nähe der Filterdrüse verschmelzen diese beiden Nerven für eine kurze Strecke miteinander, bilden also eine Anastomose. Die Verhältnisse stimmen bei *Calyptraea* (Abb. 4) und *Crepidula* überein. Bei Hungertieren der letzteren Art konnte der Nervenverlauf genauer untersucht werden (Abb. 13 a, b). Danach erfolgt die Versorgung der Filterdrüse durch Nerven, die von der unmittelbar benachbarten Anastomose des Mantel- und Kiemennerven und von diesen selbst abzweigen.

Diese linksseitige periphere Anastomose ist von einer ganzen Anzahl von Prosobranchiern bekannt und auch für die Calyptraeiden von mehreren Autoren angegeben (HALLER 1892, PLATE 1894, KLEINSTEUBER 1913, SCHEIDIG 1913, WEISE 1926). Eine Verschmelzung von Teilen des Nervensystems ist bekanntlich auch auf der rechten Seite des Nervensystems nachzuweisen, doch betrifft sie hier zentrale Teile. Es ist dies die als Zygoneurie bezeichnete Verschmelzung des rechten Pleuralganglions mit dem Suboesophageal- (Subintestinal-)ganglion. Die Lage der linksseitigen peripheren Anastomose, die jetzt nicht mehr die Ganglien, sondern die von ihnen ausgehenden Nerven betrifft, in der Gegend der damals noch unbekannteren Filterdrüse ist bereits in der Arbeit von WEISE (1926, Fig. 2, pag. 576) angedeutet.

M. W. ist unbekannt, ob der Anastomose eine funktionelle Bedeutung zukommt. Da vom Kiemennerv ein Zweig zum Osphradium abgeht, so werden

Kieme, Osphradium und Mantelrand mit Filterdrüse und Futtertasche durch die Anastomose in einen peripheren direkten nervösen Zusammenhang gebracht, worauf später noch kurz eingegangen wird.

Über die Kenntnis der gröberen Nervenversorgung der Filterdrüse hinaus konnten die feineren Einzelheiten der Aufzweigung der Nerven zu den Drüsen- und Wimperzellen noch nicht untersucht werden.

BERNARD (1890) gibt für die Hypobranchialdrüse der Prosobranchier an, daß außer den Drüsen- und Wimperzellen noch neuro-epitheliale Zellen zum regelmäßigen Bestand gehören, die jedoch nur mit der Methode der Auflösung des Zellverbandes mittels geeigneter Mazerationsgemische und durch die Untersuchung der isolierten Zellen nachweisbar waren. Die eingehende Untersuchung der Nervenversorgung der Filterdrüse muß einer Einzeluntersuchung mit Spezialmethoden vorbehalten bleiben.

#### 5. Arbeitsweise der Filterdrüse

Die wesentlichen und für die Erklärung der Arbeitsweise der Filterdrüse wichtigen Ergebnisse der Untersuchung der Lage, der Oberflächenstruktur und des anatomisch-histologischen Aufbaues sind:

- a) die Filterdrüse besteht aus einem einschichtigen Epithel, dessen Bauelemente Drüsen- und Wimperzellen sind;
- b) sämtliche Drüsenzellen münden getrennt voneinander an der Oberfläche der Filterdrüse aus, wo sie ihr Sekret entleeren;
- c) die Filterdrüse setzt sich aus drei Abschnitten zusammen, dem hinteren und vorderen Komplex und dem dritten Komplex der linken Kurvenbahn, die sich durch die Anordnung der Bauelemente und die Richtung des Wimper-schlages vom umgebenden Mantelepithel und voneinander unterscheiden.

Bislang war von dem bandförmigen Mantelschleimfilter lediglich als dem Ergebnis der Tätigkeit der Filterdrüse die Rede, das nur durch den Suspensionsversuch sichtbar gemacht werden kann.

Zu beobachten, wie sich bei diesem Versuch die Fäden des Gewebes durch ihre klebrige Beschaffenheit mit den aufprallenden, im Atemwasserstrom enthaltenen Suspensionsbestandteilen beladen, dadurch sichtbar werden und so auch die netz- oder gewebeartige Beschaffenheit des Filterbandes mit Längs- und Querfäden offenbaren, ist immer wieder ein eindrucksvolles und überraschendes Erlebnis. Der Vorgang läßt sich jederzeit demonstrieren, wenn man eine an einer Glasscheibe angeheftete Pantoffelschnecke bei gutem Auflicht unter dem Binokular beobachtet, und wenn man dem Seewasser eine geeignete unschädliche Suspension etwa von pulverisierter Tierkohle zufügt (vgl. Abb. 1).

Woher wissen wir nun, daß das normalerweise unsichtbare Filterband tatsächlich von der Filterdrüse gebildet wird? Naheliegender wäre die experimentelle Prüfung dieser ersten Frage, in der Weise, daß die Filterdrüse total und partiell extirpiert würde. Es bedarf aber derartiger Defektversuche nicht, da die unmittelbare Beobachtung der Filterdrüse am lebend präparierten Tier (vgl. Abb. 3) die Beantwortung der gestellten Frage mit aller wünschenswerten Sicherheit gestattet. Wieder ist das Hilfsmittel dafür der Suspensionsversuch. Infolge der Öffnung der Kiemenhöhle und durch die veränderten Lagebeziehungen kann das Tier jetzt aber keinen Ingestionsstrom erzeugen, der das Schleimfilter und die Tätigkeit der Filterdrüse mittels der herangeführten Suspensionsbestandteile sichtbar machen könnte. Daher muß der Suspensionsversuch jetzt in der Weise durchgeführt werden, daß die Suspension mit einer feinen Pipette in die Nähe der Filterdrüse gespritzt wird. Bei sorgfältiger Präparation und bei Verwendung von sehr feinen und dichten Suspensionen können auf diese Weise das von der Filterdrüse nach vorn abgegebene Filterband und auch die Gewebestruktur mit Quer- und Längsfäden sichtbar gemacht werden (s. u. Abb. 14). Damit ist der Nachweis erbracht, daß

das Schleimband des Filters von dem als Filterdrüse bezeichneten Abschnitt der Mantelkante seinen Ursprung nimmt. Der Nachweis ist deshalb möglich, weil ihre Tätigkeit an dem präparierten Tier längere Zeit völlig unverändert weiter geht. In vereinzelt Fällen kann es sogar gelingen, bei Verwendung eines sehr starken, sehr schrägauffallenden Auflichtes und eines schwarzen Wachsbodens für die Präparation das Netzgewebe direkt, d. h. ohne Suspension sichtbar zu machen. Es stellt sich dann als ein außerordentlich zartes Gewebe aus sehr feinen Fäden dar, bei dem die Querschnitte einen größeren Abstand als die Längsschnitte haben. Die Maschen haben also eine rechteckige Form, eine Feststellung, die mittels des Suspensionsversuches leicht bestätigt werden kann. Die geschilderten Beobachtungen lassen sich am besten bei den erwachsenen Exemplaren von *Crepidula* durchführen, die wegen ihrer Größe das beste Untersuchungsmaterial darstellen. Bei *Calyptreaea* sind sie in prinzipiell der gleichen Weise möglich, doch erschweren die Kleinheit und — bei Tieren in normaler Lebensstellung — die größere Beweglichkeit die Beobachtungsmöglichkeiten.

Das zweite Problem, die Frage nach der Arbeitsweise der Filterdrüse, d. h. nach dem Vorgang der Herstellung des Gewebes, deren Beantwortung die Auflösung dieses zweifellos komplexen Gesamtvorganges in seine Teilvergänge zum Ziele haben muß, ist ungleich schwerer aufzuklären. Zunächst einmal folgt aus dem ganzen Aufbau der Filterdrüse als eines einschichtigen Drüsenepithels, dessen Drüsenzellen sämtlich an der Oberfläche ausmünden, daß die Bildung des Schleimfilters an der Oberfläche vor sich gehen muß. Nun wird hier aber kein amorphes Schleimband gebildet, dessen Entstehungsweise ohne weiteres verständlich wäre, sondern ein Gewebe aus Quer- und Längsfäden. Ein Erklärungsversuch für die dabei ablaufenden Vorgänge muß daher von dem besonderen strukturellen Aufbau der Filterdrüse und den erkennbaren Tätigkeiten ihrer Bauelemente ausgehen.

Die Arbeitsvorgänge bei der Bildung des Filterbandes sind:

- a) die Erzeugung des Materials, des Schleims;
- b) seine Formung zu einem Gewebe bzw. zu einem sehr feinen und dichten Netz.

Da die wesentlichen Bauelemente Drüsen- und Wimperzellen sind, muß die Entstehung des Filterbandes das Ergebnis ihrer koordinierten Tätigkeit sein.

In den Drüsenzellen haben wir die Materialproduzenten vor uns. Nach HIRSCH (1944) lassen sich bei der Tätigkeit der Drüsenzellen allgemein drei Funktionsperioden unterscheiden: 1. die Periode der Kooptation, der Aufnahme von Rohstoffen aus dem Blut; 2. die Periode der Restitution, des Aufbaues des Sekretes; 3. die Periode der Extrusion, der Entleerung des fertigen Sekretes; dabei bilden die drei Perioden jeweils eine Arbeitsphase.

Wenn auch bei den Drüsenzellen der Filterdrüse die bei der Schleimerzeugung und -entleerung ablaufenden Einzelvorgänge nicht näher untersucht wurden, so steht doch ihre Funktion als solche außer Frage. Durch die Anordnung zu dicht stehenden Gruppen, an deren Oberfläche sich das aus den einzelnen Zellen getrennt austretende Sekret vereinigen kann, können die Drüsenzellen passiv auch an Formungsvorgängen beteiligt sein. Ob außer dem in der einzelnen Zelle ablaufenden Funktionsrhythmus noch ein übergeordneter Rhythmus wirksam ist, in der Weise, daß eine Gruppe von Drüsenzellen ihr Sekret gleichzeitig ausstößt, also synchron arbeitet, was für Formungsvorgänge bedeutsam sein könnte, ließ sich bislang nicht durch Beobachtungen belegen. Die

Erklärung der Beteiligung der Drüsenzellen an dem Gesamtvorgang muß daher ohne diese an sich denkbare Möglichkeit auszukommen versuchen.

Die Tätigkeit der Wimperzellen besteht in dem Schlag der Cilien. Durch den gerichteten Wimperschlag vieler Wimperzellen kann ein Wimperstrom entstehen, der den Transport der angrenzenden Wasserteilchen oder auch des von den Drüsenzellen ausgeschiedenen Schleims bewirken kann. Die eigentliche Funktion der Wimperzellen ist also der Materialtransport. Der Schlag der Wimpern einer unbeschädigten Zelle ist bekanntlich zu schnell, als daß er mit den üblichen Hilfsmitteln verfolgt werden könnte. Die rhythmische Koordinierung aber der Zellen eines Wimperepithels gestattet, die Tätigkeit der Wimperzellen zu prüfen, wenn dabei sichtbare „Wellen“ des Wimperschlages über die mit Wimperzellen bedeckte Fläche hinweglaufen, eine Erscheinung, die bekanntlich als Metachronie bezeichnet wird. Durch ihre aktive Tätigkeit und rhythmische Koordinierung müssen in erster Linie die Wimperzellen als die aktiven Elemente für die Formungsvorgänge verantwortlich sein, wobei überdies die Anordnung ein weiteres Hilfsmittel sein kann.

An Hand dieser Überlegungen kann nunmehr versucht werden, die Arbeitsweise der Filterdrüse zu erklären. Dabei wird sich herausstellen, daß entsprechend den verschiedenen Komplexen, aus denen die Filterdrüse besteht, mehrere Teilvorgänge zu unterscheiden sind. Die gleichmäßige Anordnung der Drüsen- und Wimperzellen im hinteren Komplex, seine Form und Lage im Gesamtverband der Drüse lassen vermuten, daß hier das Material für die Querfäden, den „Schuß“ des Gewebes seinen Ausgang nimmt, während die streifenförmige Anordnung der Zellen im vorderen Komplex dafür spricht, daß hier die Längsfäden gebildet werden, die „Kette“, um die bei der Tätigkeit des Webens mittels eines Webstuhles gebräuchlichen Ausdrücke heranzuziehen.

Die Bildung des Filterbandes verläuft in folgender Weise:

1. An der Oberfläche des hinteren Komplexes entsteht durch die Tätigkeit der Drüsenzellen ständig eine gleichmäßige Schleimfläche, deren Material ununterbrochen durch den Cilienschlag der Wimperzellen zum vorderen Drüsenkomplex hinbefördert wird. Durch die in einem schmalen Streifen zwischen vorderem und hinterem Komplex gehäuften Wimperzellen wird das Schleimmaterial erfaßt und ihm eine andere Richtung gegeben (vgl. in Abb. 5 die Richtung des Wimperschlages), so daß es in breiter Front in den Bereich der Wimperzellen des vorderen Komplexes gelangt.

2. Die besondere Richtung des Wimperschlages im dritten Komplex, der linken (vorderen) Kurvenbahn bewirkt, daß das Schleimmaterial auf dieser Seite sofort zum Vorderrand der Drüse gerissen wird, so daß es auch zuerst auf der linken Seite in den Bereich des vorderen Komplexes und der hier befindlichen Wimperstreifen gelangen muß. Der sehr aktive Wimperstrom der linken Kurvenbahn ist also die Ursache dafür, daß das Schleimmaterial nicht genau parallel zum Längsdurchmesser über den vorderen Komplex geführt wird, sondern schräg.

3. Der Cilienschlag der Wimperzellen des vorderen Komplexes erfolgt nicht gleichmäßig, sondern in bestimmter rhythmischer Koordinierung. Dies hat zur Folge, daß über den vorderen Komplex Wellen des Wimperschlages verlaufen, deren Front dem Längsdurchmesser der Filterdrüse parallel ist, die also am hinteren Rand des vorderen Komplexes beginnen und

zum Vorderrand der Drüse verlaufen. Bei frisch präparierten Tieren sind diese Wellen des Wimperschlages meist ohne Zufügen einer Suspension sichtbar. Dadurch, daß der von den Wimperstreifen des vorderen Komplexes erzeugte Wimperstrom in der geschilderten Weise in Wellen verläuft, wird durch das Zusammenwirken der linken Kurvenbahn und des vorderen Komplexes von dem Schleimmaterial des hinteren Komplexes immer eine Portion abgerissen, die die Form eines Querfadens annehmen muß, der sich in der Richtung von links nach rechts vom hinteren Komplex ablöst und schräg über den vorderen Komplex zum Vorderrand der Drüse hinübergeführt wird. Die Bildung der Querfäden erfolgt also im Tempo des Rhythmus der über den vorderen Abschnitt verlaufenden Wellen des Wimperschlages und ist ein periodischer, diskontinuierlicher Vorgang. (Bei einem Webstuhl ist dieser rhythmisch ablaufende Vorgang das Durchschießen des Webschiffchens.)

4. Da die Drüsenstreifen des vorderen Komplexes durch die Wimperstreifen getrennt sind, kann ihr Sekret nicht zusammenfließen. Wenn sich daher an die in rhythmischen Intervallen über den vorderen Komplex herübergeführten Querfäden das Sekret der Drüsenstreifen anheftet, so muß es notwendig zu Fäden ausgezogen werden. Dabei müssen so viele Fäden entstehen, wie Drüsenstreifen vorhanden sind. In dieser Weise werden die Längsfäden erzeugt, deren Bildung ein ununterbrochen ablaufender, kontinuierlicher Vorgang ist.

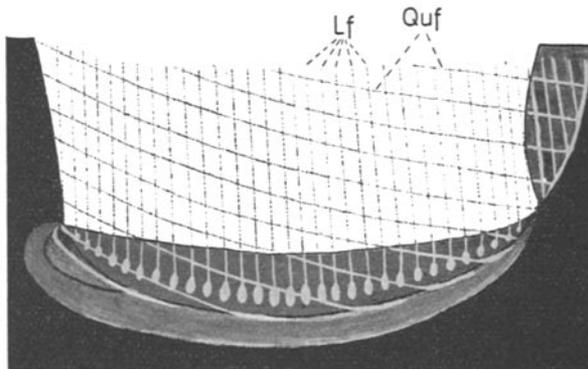


Abb. 14. *Crepidula fornicata* L. Schema. Arbeitsweise der Mantelfilterdrüse bei der Bildung des Mantelschleimfilters. Lf Längsfäden, Quf Querfäden. Im vorderen Drüsenkomplex sind nur einfache Gruppen von Drüsenzellen gezeichnet. Erläuterungen im Text

Das Zusammenwirken aller Teilfunktionen läßt an der Oberfläche der Filterdrüse als Gesamtleistung das Mantelschleimfilter, ein Gewebe aus Quer- und Längsfäden, entstehen. Die schematische Darstellung dieses Vorganges ist in Abb. 14 versucht. Eine Variation des Suspensionsversuches kann die hier gegebene Darstellung in einfacher Weise belegen. Wenn man nämlich die Suspension mit einer sehr feinen Pipette auf den hinteren Komplex spritzt, so werden in dem am Vorderrand der Drüse freiwerdenden Gewebe die Querfäden am deutlichsten, weil sie sich mit den meisten Suspensionsteilchen beladen haben. Das Material der Querfäden wird also tatsächlich von dem hinteren Komplex geliefert. Spritzt man aber die Suspension auf den vorderen Drüsenkomplex, so treten die Längsfäden am stärksten heraus, womit gezeigt ist, daß sie hier entstehen. Man kann die Filterdrüse nach ihrer Leistung mit

einem Webstuhl vergleichen, der das verarbeitete Material, das Garn, während des Arbeitsprozesses selbst herstellt. Das Produkt unterscheidet sich allerdings von einem wirklichen Gewebe durch die andere Verbindung der Fäden, die nicht ineinander verwoben, sondern miteinander fest verklebt sind.

## II. Die Transportvorrichtung, Flimmerstreifen und Flimmerfurche

Wie bereits mehrfach erwähnt, werden die Seitenkanten, die „Webkanten“ des Mantelschleimfilters bei seinem Transport nach vorn in je einer Wimperbahn geführt, die die doppelte Funktion des Transportes und der seitlichen Befestigung haben.

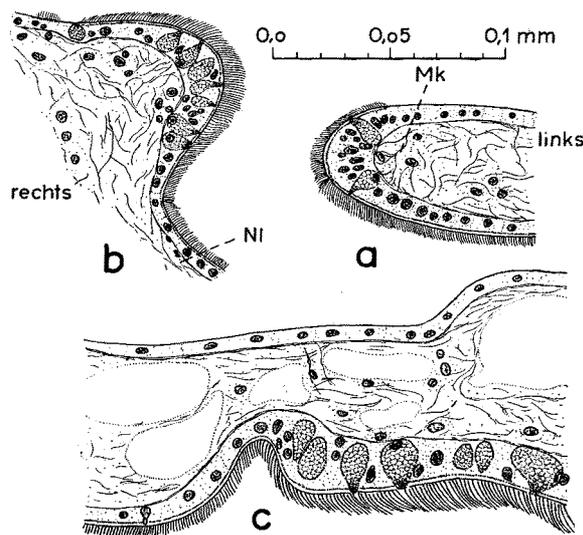


Abb. 15 a—c. *Calyptraea chinensis* L a m. Teilzeichnungen von Querschnitten. a), b) Transportbahnen des Mantelschleimfilters: a) Flimmerstreifen der Mantelkante Mk, b) Flimmerfurche der linken Oberseite des Vorderkörpers, NI Nackenlappen. Vgl. Abb. 2. c) Drüsenzellstreifen des Mantelrandes, vgl. Abb. 17. Abb. Zeichenapp. v. Leitz

1. Die linke Webkante wird in der linken Kurvenbahn in den Wimperstreifen auf der Unterseite der Mantelkante umgelenkt, der sich nach vorn bis in die Rinne der Futtertasche fortsetzt. Zwischen Bildungs- und Sammelorgan besteht also auf der linken Seite eine ununterbrochene Verbindung durch die Transportbahn. Durch die Bezeichnung „Wimper- oder Flimmerstreifen“ (Fs in Abb. 1, 2, 5) soll zum Ausdruck gebracht werden, daß die Führungsbahn nicht aus einer regelrechten Rinne besteht. Bei *Crepidula* ist dieser Wimperstreifen auch äußerlich durch seinen Pigmentmangel gekennzeichnet.

Histologisch besteht er aus einem einschichtigen Epithel (Abb. 15 a), das gegenüber dem angrenzenden Mantelepithel verdickt ist, und in das einzeln stehende Drüsenzellen eingelagert sind, und zwar in etwas größerer Anzahl als in das Mantelepithel, in dem sie überall zerstreut vorkommen. Die Drüsenzellen sind regelmäßige Bestandteile des Wimperstreifens.

2. Die Flimmerfurche auf der Oberseite des Vorderkörpers (Ff) tritt äußerlich als dorsale Längsfurche sehr deutlich in Erscheinung und zieht sich von der rechten Kurvenbahn bis nach vorn auf den linken Lippenwulst hin.

Hier flacht sie sich allmählich ab und läuft in dem Oberflächenepithel aus. Der Transport des Filterbandes, das mit der rechten Webkante in dieser Furche geführt wird, muß vorn notwendig eine geringe Unterbrechung erfahren, weil die Flimmerfurche nicht direkt in die Futtertasche übergeht. Da aber bei der normalen Lebensstellung der Lippenwulst unmittelbar vor der Futtertasche liegt, wird diese Unterbrechung ohne Schwierigkeit überbrückt. Die Überführung des Filterbandes aus der Flimmerfurche in die Futtertasche wird durch den gleich-gerichteten Wimperschlag auf dem vorderen Abschnitt des Nackenlappens, auf der Oberseite des linken Tentakels und Lippenwulstes erleichtert (vgl. Abb. 3).

Anatomisch-histologisch stellt diese Flimmerfurche ebenfalls einen verdickten Epithelstreifen dar (Abb. 15 b). Die Abbildung des Querschnittes läßt erkennen, daß die Bezeichnung „Furche“ durch den Winkel zwischen dem verdickten Epithelstreifen und dem Nackenlappen gerechtfertigt ist, daß aber eine eigentliche Rinne nicht vorliegt. Der Wimperstreifen zeichnet sich durch Wimperzellen mit kräftigen Wimpern und durch eine Anhäufung von Drüsenzellen aus, hat also den gleichen Aufbau wie der Flimmerstreifen der Mantelkante. Das ist besonders bei Jungtieren deutlich, bei denen auf der linken Seite die lappenartige Verbreiterung des Vorderkörpers (das Epipodium) noch vollständig fehlt. Das beweist fernerhin, daß tatsächlich nur die beiden Wimperstreifen das Mantelschleimfilter, das frei im Raum geführt wird und nur mit den Kanten aufliegt, transportieren und in seiner Lage halten. So erzeugen sie die Querspannung, die verhindert, daß die Längsfäden verkleben, wodurch die Filterwirkung illusorisch gemacht würde. Da auf das Filter der Druck des Ingestionsstroms einwirkt, da es überdies bei seinem Weg nach vorn senkrecht zum Ingestionsstrom transportiert wird, müssen die Kräfte, die das Filterband in seiner Lage halten und nach vorn führen, recht erheblich sein. Ob die Cilien der Wimperzellen beim Transport und der seitlichen Befestigung des Filterbandes etwas in das Schleimmaterial eindringen, wie MACGINITIE (1939b) für den Schleimtransport bei den Tunicaten vermutet, läßt sich zwar nicht durch unmittelbare Beobachtung bestätigen, erscheint aber durchaus möglich. Das Vorhandensein der Schleimzellen im Epithel der beiden Flimmerstreifen spricht dafür, daß die Transport- und Haltefunktion durch die Sekretion der Drüsenzellen wirksam unterstützt wird, indem einmal das Gleiten des Schleimfilters erleichtert wird und andererseits die Kanten des Filterbandes noch laufend verstärkt werden. Die Flimmerzellen allein reichen offenbar nicht aus. Der festeren seitlichen Führung dient auf der linken Seite wohl überdies, daß das Filter auf der Unterseite der Mantelkante transportiert wird. Dadurch drückt der Ingestionsstrom das Filter auf dieser Seite fest auf den Flimmerstreifen auf. Auf der rechten Seite verhindert die Falte der Flimmerfurche, daß das Filter seitlich abgleitet.

### III. Das Sammelorgan, die Futtertasche

An den Transport schließt sich der Sammelvorgang an, der in der Futtertasche stattfindet; ihre Bedeutung als Sammelorgan hat zuerst ORTON (1912b) erkannt. Eine andere Deutung für ihre Funktion haben m. W. nur PLATE (1894) und seine Schüler gegeben. Ihre Ansicht, daß dieses Organ mittels seiner tiefen Rinne einen ständigen Wasserstrom zum Osphradium hinführe, ist unzutreffend und nur mit mangelhafter Lebendbeobachtung zu erklären.

Morphologisch stellt die Futtertasche eine lappenartige Verbreiterung des vorderen Mantelrandes dar, die mit einer Rinne versehen ist. Bei *Crepidula* ist diese Rinne sehr tief und kann nahezu vollständig abgeschlossen werden. Sie beginnt auf der linken Seite in dem Wimperstreifen der Mantelfalte und erreicht ihre größte Ausdehnung auf der rechten Seite (Abb. 16).

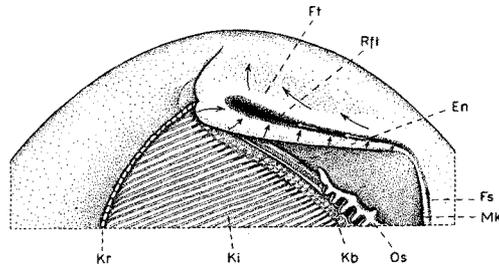


Abb. 16. *Crepidula fornicata* L. Teilzeichnung der Ventralseite. Vorderabschnitt des Mantels mit Kieme und Futtertasche. En Endostyl, Fs Flimmerstreifen, Ft Futtertasche, Ki Kieme, Kb Kiemenbasis, Kr Kiemenrand, Mk Mantelkante, Os Osphradium, Rft Rinne der Futtertasche. Freihandzeichnung

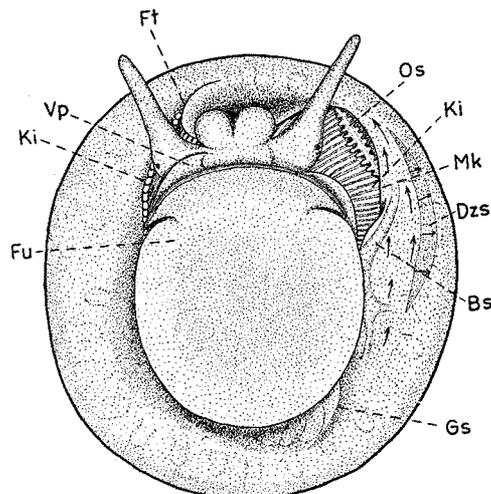


Abb. 17. *Calyptraea chinensis* Lam. Ventralseite. Bs Blutsinus, Dzs Drüsenzellstreifen des linken Mantelrandes, Ft Futtertasche, Fu Fuß, Gs Gehäuseseptum, Ki Kieme, Mk Mantelkante, Os Osphradium, Vp Verschlußplatte der Futterrinne. Freihandzeichnung

Bei *Calyptraea* (Abb. 17) ist diese Rinne nicht so tief und kann daher auch nicht durch die Annäherung der Ränder so vollständig abgeschlossen werden wie bei *Crepidula*. Die Futtertasche stellt bei *Calyptraea* mehr einen napfartigen Hautlappen dar. *Crepidula* ist daher auch hinsichtlich der Morphologie der Futtertasche der weiter entwickelte Typ.

Der anatomisch-histologische Aufbau ist bei beiden Arten der gleiche. Das Oberflächenepithel der Außenseite ist ein ausgesprochenes Flimmerepithel, so daß die Futtertasche einschließlich der Rinne mit einem dichten Flimmerkleide bedeckt ist. Zwischen den Wimperzellen liegen in geringerer Anzahl auch Drüsenzellen. Das unter dem Epithel liegende Bindegewebe ist sehr locker und schwammig und mit Blutlakunen durchsetzt, hat also die gleiche

Beschaffenheit wie bei den übrigen Teilen des Mantelrandes. Die starke Verzweigung des linken Mantelnerven im Bereich der Futtertasche geht aus der Abbildung 13a hervor.

Die Funktion der Futtertasche, die Aufnahme des Mantelschleimfilters, wird in erster Linie bewirkt durch den gerichteten Schlag der Wimpern (vgl. Abb. 16), die das Material in die Rinne hineinbefördern und es hier aufrollen und zusammenschieben. Wie bereits ORTON (1912b) erwähnt hat, wird die Aufnahme des Materials in die Rinne dadurch erleichtert, daß das Gewebe der Futtertasche sehr kontraktile ist, so daß die Ränder der Rinne unter dem Berührungszreiz des Schleimmaterials auseinanderweichen können, um sich anschließend wieder aneinander zu legen. Entsprechend der besseren Ausbildung der Futtertasche bei *Crepidula* ist die Aufnahme des Materials eine vollständigere. Man kann beobachten, daß das Filterband mit dem Rückstand wie ein Teppich aufgerollt und überdies zur Mitte hin zusammengeschoben wird (vgl. die Pfeile in der Rinne in Abb. 16).

Die Tiere nehmen aber die in der Futtertasche aus dem Schleim und den Partikeln gebildeten Futterkörper nicht wahllos auf; vielmehr haben sie ein ausgeprägtes Auswahlvermögen, das sich sowohl auf die Qualität, wie auch auf die Quantität des Materials erstreckt. Wird unbrauchbares Material herangeführt, so wird es aus der Futtertasche nach außen ausgestoßen. Es wird dann durch den gerichteten Wimperschlag ihrer vorderen Fläche nach draußen befördert und bildet die bereits erwähnten Pseudofaeces. Die gleiche Reaktion tritt ein, wenn Nahrungspartikel in zu großen Mengen dargeboten werden. Hält die Zufuhr des unerwünschten Materials an, so wird es gar nicht erst in die jetzt geschlossene Rinne aufgenommen, vielmehr wird das seitlich zusammengeschobene Schleimband über die Fläche der Filterdrüse nach vorn und draußen transportiert. Das Sekret der Drüsenzellen dient wahrscheinlich dazu, das Gleiten des Schleimbandes bei der Einrollung oder beim Transport nach draußen zu erleichtern. Dieser mehr untergeordneten Rolle entspricht ihre geringere Zahl im Außenepithel der Futtertasche, in dem die Wimperzellen zahlenmäßig bei weitem überwiegen.

Dagegen finden sich Drüsenzellen in sehr großer Zahl im Epithel der Unterseite der Futtertasche, die der Innenseite des Mantels zugewandt ist. Die Aufgabe des Sekretes dieser Drüsenzellen ist sehr wahrscheinlich, die in den Winkel zwischen Futtertasche und Innenseite des Mantels geratenen Suspensionsteilchen, die mit dem Ingestionsstrom hierher gelangt sind, einzuhüllen und so ihren Abtransport zu ermöglichen. Dieser Vorgang verläuft jedoch in der Ingestionskammer, gehört also nicht zur eigentlichen Aufgabe der Futtertasche.

#### IV. Die Koordinierung des Bildungs-, Transport- und Sammelvorganges

Die Vorgänge der Bildung und des Transportes des Mantelschleimfilters, sowie seiner Aufnahme in die Futtertasche müssen koordiniert, d. h. genau aufeinander abgestimmt sein, damit das Schleimband die Funktion der Filtration erfüllen kann. Das ist nur dann gewährleistet, wenn es auf seinem ganzen Weg die notwendige Spannung behält, die die Voraussetzung für die Filterleistung ist. Die Längsspannung hängt von zwei Faktoren ab: a) vom aktiven Transport des Filterbandes durch die seitlichen Wimperbahnen, b) von

dem Zug, der ständig durch die Tätigkeit der Futtertasche auf das Filter ausgeübt wird. Die Querspannung hängt lediglich von der Entfernung der beiden seitlichen Transportbahnen bzw. vom Verhältnis der Längsausdehnung der Filterdrüse zu dieser Entfernung ab. Es leuchtet unmittelbar ein, daß das Filterband nur dann eine gleichmäßige Spannung haben kann, wenn es in dem gleichen Tempo, in dem es hinten gebildet wird, nach vorn transportiert und in die Futtertasche eingerollt wird.

Die Koordinierung kann gestört sein, wenn mit dem Atemwasserstrom zu viele unbrauchbare Partikel mitgeführt werden. Es kann dann geschehen, daß sich in der Rinne der Futtertasche bzw. über ihrer vorderen Fläche große Mengen des zusammengeschobenen Schleimfilters mit den aufgefangenen Partikeln anhäufen, die nicht schnell genug nach draußen befördert werden können. Die Folge ist, daß auf das Filterband nicht der normale Zug ausgeübt wird, und daß die seitlichen Transportbahnen nach vorn zunehmende Widerstände zu überwinden haben. Das Durchhängen des Filterbandes in den Kiemenraum hinein zeigt dann an, daß seine Längsspannung stark herabgesetzt ist. Entsprechend verringert sich die Filtrationsleistung. Das Tier reagiert darauf meist in der Weise, daß es das Gehäuse anpreßt und die Wasserstromerzeugung unterbricht.

Aus der Berücksichtigung der Spannungsvorgänge läßt sich jetzt eine Erscheinung erklären, die bei der Sichtbarmachung des Filtergewebes durch den Suspensionsversuch beim Tier in normaler Lebensstellung (Abb. 1) oft zu beobachten ist, nämlich, daß wohl stets die Längsfäden, nicht aber gleichzeitig auch stets die Querfäden gleichmäßig gut sichtbar werden. Wenn man sich vorstellt, daß bei einem lockeren und elastischen Gewebe, wie es das Schleimfilter darstellt, die Längsspannung überwiegt, so werden die Längsfäden gespannt und gestreckt, während die Querfäden verkürzt und gestaucht werden. Die Folge ist eine Verkürzung des Abstandes der Längsfäden, die einander genähert werden. So ist es wohl zu erklären, daß die Querfäden auch beim gelungenen Suspensionsversuch meist weniger deutlich in Erscheinung treten. Falls diese Erklärung zutrifft, müssen die Querfäden besser zu sehen sein, wenn die Längsspannung herabgesetzt ist, wie das im oben geschilderten Fall bei zu dichten Suspensionen und beim Nachhinken der Tätigkeit der Futtertasche eintritt. Das konnte tatsächlich mehrfach beobachtet werden.

#### V. Der Drüsenzellstreifen auf dem Mantelrand von *Calyptraea*

Bei *Calyptraea* befindet sich auf der Außenseite der verbreiterten Mantelkante noch ein besonderer Streifen aus Drüsen- und Wimperzellen, der in dieser ausgeprägten Form *Crepidula* fehlt. Seine Lage ist in der Abb. 17 (S. 281) angedeutet. Bei lebenden Exemplaren von *Calyptraea* ist der Drüsenzellstreifen ohne genaue Kenntnis seiner Lage kaum aufzufinden, da er sich nur durch die Richtung des ohne Hilfsmittel nicht sichtbaren Wimperschlag vom umgebenden Mantelepithel unterscheidet. Er besitzt also keine äußerlich erkennbaren strukturellen Besonderheiten. Der kräftige Wimperschlag ist zum Rand des Gehäuses, also nach außen gerichtet, während er auf der übrigen Fläche der Mantelkante nach vorn gerichtet ist. Mit Hilfe des Suspensionsversuches ist daher der Drüsen- und Wimperzellstreifen aufzufinden. Er wäre aber vermutlich doch der Beobachtung entgangen, wenn er nicht bei einigen orientie-

renden Vitalfarbversuchen durch die elektive Färbung der Drüsenzellen aufgefallen wäre<sup>1)</sup>.

Im Querschnitt (Abb. 15c, S. 279) unterscheidet sich dieser einschichtige Zellstreifen vom benachbarten Mantelepithel durch seine größere Dicke. Die Wimperzellen sind also vergrößert und überdies mit längeren und kräftigeren Wimpern ausgestattet. Weiterhin treten im Bereich dieses Streifens die Drüsenzellen gehäuft auf und sind ebenfalls vergrößert.

Ein Vergleich der Abbildungen 1 und 17 bringt deutlich zum Ausdruck, daß die Mantelkante bei *Calyptraea* relativ sehr viel breiter als bei *Crepidula* ist. Das hängt mit der im ganzen breiteren Form der ersteren Art zusammen, die der Unterseite einen mehr rundlichen Umriß verleiht. Wenn *Calyptraea* ihr Gehäuse fest an den Ansatzkörper anpreßt, so liegt der Mantel auf der linken Seite mit einer ungleich breiteren Fläche auf, als das bei der Pantoffelschnecke der Fall ist. Aus der Notwendigkeit, den verbreiterten Mantelrand frei von Fremdkörpern zu halten und sie aktiv zur Seite, d. h. nach draußen zu befördern, dürfte die Ausbildung des besonderen Drüsen- und Wimperzellstreifens bei *Calyptraea* zu erklären sein. Es besteht überdies die Möglichkeit, daß ein geringer Teil der mit dem Ingestionsstrom herangeführten Partikel, der mit der verbreiterten Mantelkante in Berührung kommt, durch die Schleimausscheidung aufgefangen und sofort nach draußen befördert wird.

#### D. Die zweite Filtrationsstufe, das Kiemenschleimfilter

Die Suspensionspartikel, die wegen ihrer geringen Größe durch die Maschen des Mantelschleimfilters hindurch in den Ingestionsraum gelangen, werden beim Durchtritt des Wasserstroms durch die Spalten zwischen den Filamenten von der zweiten Filtrationsstufe erfaßt, vom Kiemensfilter. Die primäre Aufgabe der Kieme liegt in der Erzeugung des Wasserstromes und dem Gasaustausch. Gleichzeitig ist sie durch die Filtration des Wasserstromes in den Mechanismus des Nahrungserwerbs eingeschaltet. Wesentlich ist, daß nicht die Kieme selbst, sondern eine sich ständig über sie hinziehende Schleimschicht das eigentliche Filter darstellt. Daher muß zunächst die Entstehung und die Wirkungsweise des Kiemenschleimfilters geprüft werden und weiterhin die eigentliche Aufgabe der Kieme.

Im einzelnen lassen sich wie beim Mantelschleimfilter entsprechend auch bei der zweiten Filtrationsstufe folgende Einzelvorgänge unterscheiden: a) die Bildung des Kiemenschleimfilters durch den Endostyl, b) der Transport über die Fläche der Kiemenfilamente, wodurch die Kieme das Transport- und Stützorgan wird, c) die Einrollung des Schleimfilters in der Futterrinne, dem Sammelorgan.

<sup>1)</sup> Verwendet wurden Methylenblau und Methylgrün. Bei Anfärbung mit Methylenblau nehmen die Drüsenzellen der Mantelfilterdrüse, des Endostyls und des Drüsenzellstreifens auf dem Mantelrand eine rötliche Färbung an. Dabei färben sich einige Sekreteinschlüsse intensiv rotblau, während der übrige Zellinhalt schwach diffus gefärbt ist. Durch diesen Farbumschlag heben sich bei der unpigmentierten *Calyptraea* Mantelfilterdrüse und Drüsenzellstreifen auf dem Mantelrand aus dem umgebenden Mantelepithel deutlich heraus. Der gleiche Effekt tritt bei der Verwendung von Methylgrün ein, doch muß der Nachteil einer gesteigerten Giftwirkung durch eine stärkere Verdünnung ausgeglichen werden.

### 1. Das Bildungsorgan, der Endostyl

Es bedarf keiner näheren Erörterung, daß die langgestreckte Drüsenleiste an der Kiemenbasis der Calyptraeiden (vgl. Abb. 3, 4, 16) ein vom Endostyl der Tunicaten phylogenetisch wie ontogenetisch völlig verschiedenes Organ darstellt. Darauf hat schon ORTON (1914) hingewiesen, der ihm wegen der Aufgabe, den Schleim für die Kieme zu liefern, diesen Namen gegeben hat. Die Bezeichnung „Hypobranchialrinne“ ist mißverständlich, da es sich nicht um eine eigentliche Rinne handelt, sondern um eine erhabene, in den Kiemenraum vorspringende Leiste, wenn sie auch eine schwache rinnenförmige Einsenkung trägt. Das Organ wurde daher vorläufig Hypobranchialleiste genannt (WERNER 1951), aber auch diese Bezeichnung ist nicht eindeutig genug und kann zu Verwechslungen mit der Hypobranchialdrüse führen, die sich bei den meisten Prosobranchiern an der Innenseite des Manteldaches zwischen Kieme und Rectalgegend findet, dementsprechend auch bei den Calyptraeiden vorhanden ist. Dieses Drüsenorgan hat aber keinerlei Beziehung zu der langgestreckten Drüsenleiste an der Kiemenbasis und ist von ihr durch die Kieme vollständig getrennt (vgl. Abb. 2). Nach der Aufgabe, das Kiemenschleimfilter zu produzieren, ist das Bildungsorgan zutreffend als Kiemenfilterdrüse zu bezeichnen; sie entspricht damit der Mantelfilterdrüse, die das Mantelschleimfilter erzeugt. Da die Kiemenfilterdrüse der Prosobranchier auch in der neueren Literatur Endostyl genannt wird (YONGE 1938, GRAHAM 1938, MORTON 1950, 1951 a, b, vgl. ANKEL 1938) soll diese Bezeichnung der Kürze und Einfachheit halber unter Berücksichtigung der grundsätzlichen Unterschiede gegenüber dem Endostyl der Tunicaten im folgenden beibehalten werden.

Wie bereits erwähnt, stellt der Endostyl der Calyptraeiden eine schmale Drüsenleiste dar, die sich an der Ventralseite der Kiemenbasis hinzieht und die gleiche Länge hat wie die Kieme. Sie entspringt vorn in dem Winkel zwischen Futtertasche und Mantel und erstreckt sich hinten bis in das Ende des im Eingeweidesack gelegenen Abschnittes des Kiemenraumes hinein.

M. W. ist ORTON (1914) der einzige gewesen, der die Oberflächenstruktur und den anatomisch-histologischen Aufbau des Endostyls bei *Crepidula* und *Calyptraea* untersucht hat. Eine erneute Prüfung wurde notwendig, weil schon die genauere Untersuchung der Oberflächenstruktur ergab, daß der Endostyl wesentlich komplizierter gebaut ist, als nach den Angaben ORTONS zu erwarten war. Überdies wurde das volle Verständnis des Aufbaues und der Funktion erst durch die Kenntnis der Mantelfilterdrüse ermöglicht. Die Untersuchung der Einzelheiten ergab nämlich, daß der Endostyl im Prinzip wie die Mantelfilterdrüse gebaut ist, nur mit dem Unterschied, daß das erstere Organ aus wesentlich feineren Bauelementen besteht. Das steht in Übereinstimmung mit der Tatsache, daß der Endostyl ein sehr viel feiner arbeitendes Schleimfilter erzeugen muß als die Mantelfilterdrüse.

#### 1. Oberflächenstruktur

Bei *Crepidula* hat die gesamte Oberfläche des Endostyls eine etwas schwächere Pigmentierung als das Oberflächenepithel der angrenzenden Kiemenbasis bzw. das benachbarte Mantelepithel; der Endostyl hebt sich schon dadurch in seiner ganzen Länge aus seiner Umgebung heraus. Bei der Untersuchung mit stärkeren Vergrößerungen läßt er ein bestimmtes Zeichnungsmuster erkennen (Abb. 18), das hauptsächlich auf feinen pigmentierten Querlinien der im übrigen unpigmentierten Rinne beruht, sowie auf einer feinen unpigmentierten Längslinie links (in der Abb. rechts) von der Rinne. Zwischen dieser Längslinie und der Rinne ist die Oberfläche des Endostyls meist etwas kräftiger pigmentiert. Entsprechend den individuellen Unterschieden der Gesamtpigmentierung ist das beschriebene Zeichnungsmuster nicht bei sämtlichen Exemplaren von *Crepidula* gleichmäßig gut sichtbar. Es kann aber auch bei

schwach pigmentierten Tieren durch Vitalfärbung sichtbar gemacht werden (s. o. S. 284).

Auch bei der pigmentarmen *Calyptreaea* bedarf es der Vitalfärbung, um das Zeichnungsmuster der Endostyloberfläche klar heraustreten zu lassen. Es stimmt dann mit dem von *Crepidula* in allen Einzelheiten überein.

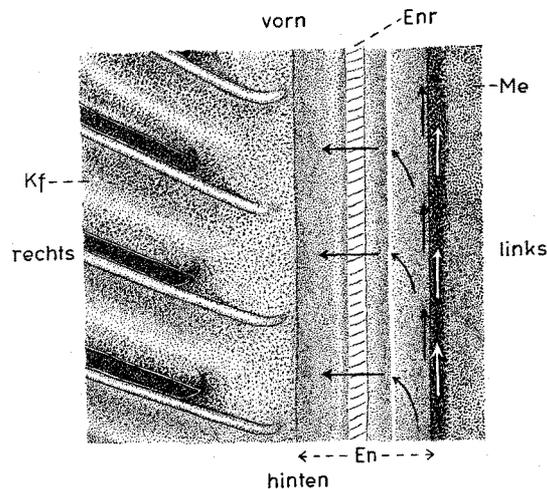


Abb. 18. *Crepidula fornicata* L. Oberflächenstruktur des Endostyls. En Endostyl, Enr Endostylrinne, Kf Kiemenfilamente, Me Mantelepithel. Die Pfeile geben die Richtung des Wimper-schlages an. Maßstabgerechte Freihandzeichnung eines Lebendpräparates

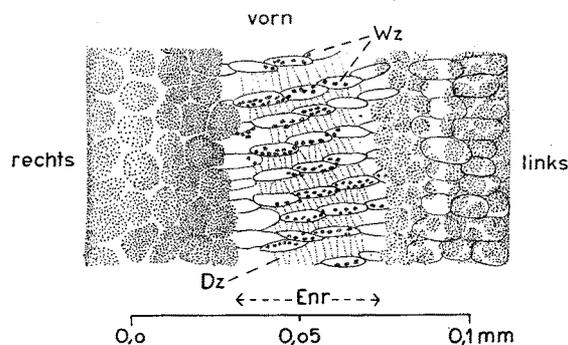


Abb. 19. *Crepidula fornicata* L. Oberflächenstruktur des Endostyls. Mit Methylenblau gefärbtes Lebendpräparat, schwach gequetscht. Dz Zellgrenzen der Drüsenzellen, Wz Wimperzellen in der Endostylrinne Enr. Abb. Zeichenapp. v. Leitz.

Bei der Anwendung sehr starker Vergrößerungen zeigt sich dann, daß das Zeichnungsmuster durch die Pigmentierung bzw. die Farbspeicherung bestimmter Zellen hervorgerufen wird (Abb. 19). Der Eindruck von Querlinien im Bereich der Rinne wird bewirkt durch Pigmentgranula, die sehr schmalen Zellen eingelagert sind. Etwa 4—6 dieser schmalen Zellen, deren größter Umfang etwas unterhalb der Oberfläche erreicht wird, bilden eine oberflächliche Zellbrücke quer durch die Rinne; ihre Richtung ist nicht genau senkrecht zum Längsdurchmesser des Endostyls, sondern etwas schräg. Die Zellwände sind im lebenden, schwach gequetschten Präparat sehr deutlich zu erkennen. Dadurch sind diese Zellen leicht von den Drüsenzellen zu unterscheiden, die in der Rinne an die Oberfläche treten und durch ihren hyalinen Inhalt

kenntlich sind. Der wesentliche Unterschied aber liegt darin, daß es sich bei den schmalen Zellen der Querstreifen um Wimperzellen handelt. Der Schlag der Cilien verläuft in Richtung dieser Zellstreifen auf die Kieme hin. Im übrigen besteht das ganze Oberflächenepithel des Endostyls mit Ausnahme der Drüsenzellen zwischen den Querstreifen der Rinne und des unpigmentierten Längsstreifens aus Wimperzellen, wie ihre in Tätigkeit befindlichen Wimpern beweisen. Die durch den Suspensionsversuch ermittelten Schlagrichtungen sind in der Abb. 18 eingezeichnet.

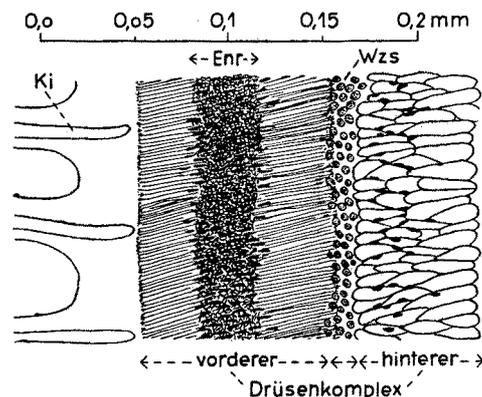


Abb. 20. *Crepidula fornicata* L. Aufbau des Endostyls. Teilzeichnung eines fixierten und gefärbten Präparates. Enr Endostylrinne, Ki Kieme, Wzs Wimperzell-Zwischenstreifen. Abb. Zeichenapp. v. Leitz

Die Zeichnung eines Dauerpräparates (Abb. 20) läßt weitere Einzelheiten der Oberflächenstruktur des Endostyls und gleichzeitig auch seines Aufbaues aus zwei Drüsenkomplexen erkennen. Der in bezug auf die Kiemenbasis vordere Komplex trägt die Rinne, in deren Bereich die Kerne der Querreihen von Wimperzellen eingezeichnet sind. Die Drüsenzellen dieses vorderen Komplexes liegen scheinbar geldrollenartig hintereinander. Wie jedoch die Zahl der (nicht eingezeichneten) Kerne in Übereinstimmung mit der histologischen Untersuchung beweist, besteht jedes „Stück“ der Geldrolle, um im Bilde zu bleiben, nicht aus einer, sondern aus vielen Drüsenzellen (vgl. Abb. 21—23 der Quer- und Längsschnitte). Die in den Umrissen gezeichneten Zellen des in bezug auf die Kiemenbasis hinteren Drüsenkomplexes sind wesentlich größer, ihre Zahl ist entsprechend geringer als die des vorderen Komplexes. Bei *Crepidula* besteht der hintere Komplex der Breite nach aus drei bis fünf Zellen, deren größter Durchmesser annähernd der Oberfläche parallel gerichtet ist, während er bei *Calyptraea* schmaler, etwa 2—3 Zellen breit ist, die annähernd senkrecht unter der Oberfläche stehen. Die sehr schmalen, zwischen die Drüsenzellen des hinteren Komplexes eingesprengten Kerne gehören zu Flimmerzellen. Weiterhin ist zwischen vorderem und hinterem Drüsenkomplex ein besonderer Streifen von Wimperzellen eingeschaltet, die an der Oberfläche liegen; dieser Streifen ist in der Zeichnung durch die Lage der Kerne angedeutet.

## 2. Anatomie und Histologie

Der allgemeine Charakter des Endostyls als einer erhabenen, nur mit einer schwachen Rinne versehenen Drüsenleiste, sowie sein Aufbau aus zwei ge-

trennten Drüsenkomplexen, gehen bereits aus der Beschreibung ORTONS hervor (1914, Fig. 12, pag. 304). Zutreffend ist auch die histologische Darstellung des vorderen Drüsenkomplexes und des Wimperzell-Zwischenstreifens, während der Aufbau des hinteren Drüsenkomplexes unklar bleibt. Vor allem fehlen histologische Hinweise auf die hier mitgeteilten besonderen Oberflächenstrukturen. Die eigenen histologischen Untersuchungen brachten die Erklärung dafür; sie liegt darin, daß nur durch die Kombination von Quer- und Längsschnittserien ein hinreichend genaues Bild des tatsächlichen Aufbaues zu erzielen ist.

Die Abbildung eines Querschnittes durch den Endostyl von *Calyptraea*, der der Region des Eingeweidesackes entnommen ist, läßt die Einzelheiten des Aufbaues erkennen, der für die ganze Länge des Endostyls der gleiche ist (Abb. 21). Der vordere Drüsenkomplex, der sich an den teilweise angeschnittenen Ansatz eines Kiemenfilamentes anschließt, hat die Form eines Wulstes, über den das seitliche bewimperte Oberflächenepithel bis zur Rinne herübergezogen ist. Die zahlreichen langgestreckten Drüsenzellen setzen an einer feinen Basalmembran an und münden verschmälert in der Rinne an der Oberfläche aus. Die Kerne liegen im Basisteil der Zellen, deren Inhalt hier eine feingranulierte und weniger stark gefärbte Struktur hat als im oberen Teil, wo der Inhalt dichter und kompakter und daher auch intensiver gefärbt ist. In der unmittelbaren Nähe der Oberfläche ist der Zellinhalt so dicht, daß keine Einzelheiten der Struktur erkennbar sind.

Auf die bei *Calyptraea* geringe Breite des hinteren Drüsenkomplexes wurde schon hingewiesen. Der Kern der im Schnitt vollständig getroffenen Zelle ist gleichfalls der Basis genähert, aber nicht in dem Maße wie bei den Drüsenzellen des vorderen Abschnittes. Das Plasma ist dicht an der Basis sehr fein granuliert und hat bei Verwendung von Delafields Hämatoxylin eine schwach graue Färbung, während es in dem größeren Teil der Zelle um den Zellkern eine rötliche Färbung und eine etwas gröbere Granulierung aufweist. Im oberen, unmittelbar an die Oberfläche angrenzenden Teil, ist der sekretorische Charakter der Drüsenzelle durch die gröbere schaumartige Struktur und die intensive Rotfärbung am stärksten ausgeprägt. Hier erfolgt von dem in typischer Weise ausgebildeten Sekretbecher die Ausscheidung des Sekrets an die Oberfläche. Eine vergleichende Durchmusterung mehrerer aufeinanderfolgender Schnitte ergab, daß die Drüsenzellen dieses Komplexes sämtlich an annähernd der gleichen Stelle des Schnittes ausmünden, d. h. in einem schmalen Streifen, der mit dem schmalen pigmentfreien Streifen an der Oberfläche des Endostyls bei *Crepidula* identisch ist (vgl. Abb. 18, 19). Die seitliche Partie des hinteren Drüsenkomplexes ist ebenfalls mit Flimmerepithel bedeckt, dessen Zellen aber nicht so dicht stehen wie an der der Kiemenbasis zugewandten Seite des vorderen Abschnittes. Der zwischen vorderem und hinterem Komplex gelegene Streifen von Wimperzellen setzt sich im Querschnitt aus einer keilförmig eingesprengten Gruppe von Zellen zusammen. Unter dem Endostyl ist die Kiemenvene getroffen, der der Endostyl direkt unterlagert ist, und von der er in ganzer Länge begleitet wird. Damit ist zweifellos die unmittelbare und bestmögliche Stoffzufuhr für den Endostyl gewährleistet.

Zum Vergleich sei der Querschnitt durch den Endostyl einer erwachsenen *Crepidula* dargestellt (Abb. 22), der in übereinstimmender Weise gebaut ist. Nur hat der Endostyl hier eine größere Breite, was vor allem durch die größere Breite des hinteren Drüsenkomplexes bedingt ist. Auf diesem Schnitt ist

auch das aus den Drüsenzellen kurz vor oder im Moment der Fixierung ausgetretene Sekret mitgefärbt, so daß es die Lage der Austrittsstellen unmittelbar anzeigt. Auch hierin ist die Übereinstimmung mit *Calyptraea* vollständig. Die Lagebeziehung zu der großen Kiemenvene kommt in diesem Schnitt besonders klar zum Ausdruck; schließlich ist noch auf die Pigmentverteilung zu achten.

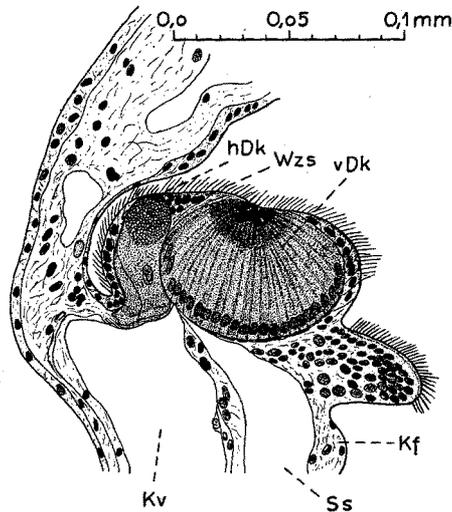


Abb. 21. *Calyptraea chinensis* Lam. Querschnitt durch den Endostyl. hDk hinterer, vDk vorderer Drüsenkomplex, Kf Kiemenfilament, Kv Kiemenvene, Ss Stützsubstanz des Filaments, Wzs Wimperzell-Zwischenstreifen. Abb. Zeichenapp. v. Leitz

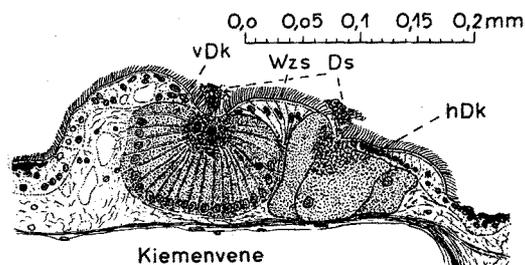


Abb. 22. *Crepidula fornicata* L. Querschnitt durch den Endostyl. Ds Drüsensekret, hDk hinterer, vDk vorderer Drüsenkomplex, Wzs Wimperzell-Zwischenstreifen. Abb. Zeichenapp. v. Leitz

Die besondere Oberflächenstruktur des vorderen Drüsenkomplexes mit den Querstreifen von Drüsen- und Wimperzellen im Bereich der Rinne (s. o. S. 285 ff.) kommt in den Querschnitten nicht zur Darstellung. Nur einzelne Kerne von ovalrundlicher Form in der Nähe der Oberfläche der Rinne, die sich an der gleichen Stelle auch in der Querschnittszeichnung ORTONS finden, deuten darauf hin, daß hier außer den peripheren Teilen der Drüsenzellen noch andere Zellelemente liegen müssen. Es bedarf daher der Untersuchung von Längsschnittserien.

Durch seine Lage an der Kiemenbasis ist der Endostyl der Länge nach schwach gebogen. Genaue Längsschnitte lassen sich daher nur herstellen, wenn ein Stück vor der Fixierung geradegerichtet wird. Dann aber zeigen die Schnitte

den strukturellen Aufbau mit aller wünschenswerten Klarheit. Der Längsschnitt durch den vorderen Drüsenkomplex des Endostyls von *Crepidula* (Abb. 23 a) ist genau durch den Bereich der Rinne geführt und zeigt außer dem Gesamtaufbau eindeutig die an der Oberfläche eingesprengten Wimperzellen, die mit den peripheren, kompakten und daher stark gefärbten Teilen der langgestreckten Drüsenzellen in dieser bemerkenswerten Weise abwechseln. Die einzelnen Wimperzellen sind im Querschnitt getroffen. Das Plasma dieser relativ kleinen Zellen ist dicht. Ebenso ist auch der im Querschnitt sehr schmale Kern kompakt und daher intensiv gefärbt. Ob die Wimperzellen die Basalmembran mit einem fadenförmigen Fortsatz erreichen, läßt sich durch die Schnittuntersuchung nicht nachweisen, ist aber wahrscheinlich.

Auf dem Längsschnitt durch den hinteren Drüsenkomplex (Abb. 23 b) sind die hier wesentlich größeren Drüsenzellen im Querschnitt getroffen. Im peripheren Teil weisen sie wieder den typischen Sekretbecher auf, mit dem sie an die Oberfläche angrenzen. Das ist am deutlichsten bei den Zellen der

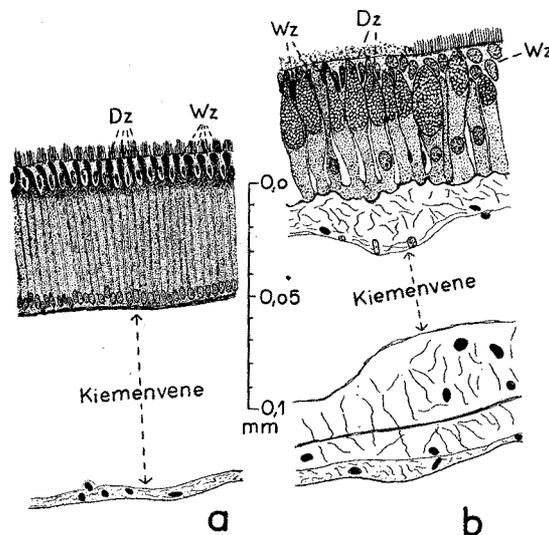


Abb. 23 a, b. *Crepidula fornicata* L. Teilzeichnungen von Längsschnitten durch den Endostyl. a) durch den vorderen Drüsenkomplex im Bereich der Rinne, b) durch den hinteren Drüsenkomplex. Dz Drüsenzellen, Wz Wimperzellen. Abb. Zeichenapp. v. Leitz

linken Bildhälfte; hier ist der Schnitt offenbar durch die pigmentfreie Linie geführt, in der die Drüsenzellen an der Oberfläche ausmünden. Dementsprechend fehlt hier die dichte Bewimperung der Oberfläche. In der rechten Bildhälfte reichen die Drüsenzellen nur zum Teil an die Oberfläche heran und sind hier von Wimperzellen mit rundem Kern bedeckt. Die unmittelbare Nähe der Kiemenvene tritt bei beiden Schnitten wieder eindeutig in Erscheinung.

Über die Innervierung des Endostyls können noch keine Angaben gemacht werden. Allem Anschein nach wird er von den beiden Kiemenerven versorgt (vgl. Abb. 13 a). Von der Anastomose des Kiemen- und des Mantelnerven in der Gegend der Mantelfilterdrüse geht der vordere Kiemenerv ab. Der hintere Kiemenerv entspringt aus dem Connectiv zwischen Supraoesophagealganglion und Visceralganglion, wie schon WEISE (1926) zeigen konnte. Eine nähere Untersuchung der Nervenversorgung des Endostyls wird nur mit Hilfe spezieller Farbmethode möglich sein.

Die wesentlichen Ergebnisse der Untersuchung der Oberflächenstruktur und des anatomisch-histologischen Aufbaues des Endostyls, die bis auf unwe-

sentliche Unterschiede Übereinstimmung zwischen *Crepidula* und *Calyptraea* erbrachte, sind:

- a) das Organ besteht aus Drüsen- und Wimperzellen, die zu zwei besonderen, nebeneinander gelegenen Komplexen zusammengesetzt sind. Vorderer und hinterer Komplex werden der Länge nach durch einen Wimperzell-Zwischenstreifen getrennt. Sämtliche Drüsenzellen münden an der Oberfläche aus.
- b) vorderer und hinterer Komplex unterscheiden sich durch die Größe und Form und besonders durch die Anordnung der Drüsen- und Wimperzellen, sowie durch die Richtung des Wimperschlag.
- c) Die Drüsenzellen des vorderen Komplexes münden in einer flachen Rinne aus. An der Oberfläche dieser Rinne wechseln Querstreifen der peripheren Teile der Drüsenzellen mit Querstreifen von Wimperzellen ab. Die Ausmündungen der Drüsenzellen des hinteren Komplexes ergeben insgesamt einen Längsstreifen an der Oberfläche.

Diese Ergebnisse ermöglichen einen Vergleich zwischen der Mantelfilterdrüse und dem Endostyl, der Kiemenfilterdrüse, sowie die Prüfung beider Organe auf Verschiedenheiten (1) und Übereinstimmungen (2).

1. Die Verschiedenheiten in der ganzen morphologischen Gestaltung, insbesondere hinsichtlich der Lage, Flächenausdehnung und Form, sind durch die verschiedene Funktion, nämlich die Bildung verschiedener Filter, bedingt. Das Mantelschleimfilter stellt ein langes schmales Band dar, bei dem die Längsfäden die Quersfäden an Länge erheblich übertreffen. Beim Kiemenschleimfilter dagegen, dessen Ausdehnung von der Form der Kieme bestimmt wird (s. u. S. 297 ff.), ist die Querausdehnung größer als die Längsausdehnung. So erklärt sich die Länge des Endostyls im Vergleich zur Kürze der Mantelfilterdrüse. Daraus ergibt sich auch die unterschiedliche Form, da die Mantelfilterdrüse mehr aus einer Drüsenfläche, der Endostyl jedoch aus einer erhabenen Drüsenleiste besteht. Denn mit der größeren Länge ist beim Endostyl eine seitliche Verschmälerung und eine Zusammenfassung und Raffung der Bauelemente verbunden, die einmal zu einer Verschiebung des seitlich angrenzenden Wimperepithels auf die Seitenpartien des Endostyls und weiterhin beim vorderen Drüsenkomplex zur Herausbildung der Wulstform und zur Entstehung der Rinne führen. Diese Formgestaltung bewirkt überdies, daß die Drüsenzellen nur noch auf beschränkten Flächen ausmünden können, die Zellen des vorderen Komplexes in der Rinne, die des hinteren in einem schmalen Längsstreifen. Demgegenüber treten die Drüsenzellen der Mantelfilterdrüse in deren ganzer Flächenausdehnung an die Oberfläche. Die Unterschiede in der Formgestaltung bedingen beim Endostyl wohl auch die verschiedene Größe und Form der Zellelemente, sowohl der Drüsenzellen des vorderen und hinteren Komplexes wie auch der Wimperzellen. Derartige Form- und Größenunterschiede der Bauelemente treten bei der flächenhaft ausgebildeten Mantelfilterdrüse ebenfalls auf (vgl. Abb. 7, 11 a, b, 12 a, b), wenn auch nicht in so ausgeprägter Weise wie beim Endostyl. Mit der verschiedenen Funktion und Lage im Organismus hängt es auch zusammen, daß es bei der Mantelfilterdrüse der Kurvenbahnen auf den beiden Seiten, sowie der anschließenden Transportbahnen bedarf; beides fehlt dem Endostyl, da ja das Kiemenschleimfilter in ganz anderer Weise transportiert und geführt wird (s. u. S. 297 ff.).

2. Diesen unterscheidenden Merkmalen stehen aber sehr viele gemeinsame gegenüber, wie aus der vergleichenden Prüfung der Ergebnisse der Untersu-

chung der Oberflächenstruktur und des anatomisch-histologischen Aufbaues bei Mantelfilterdrüse und Endostyl ohne weiteres hervorgeht. Zunächst einmal bestehen beide Organe aus den gleichen Bauelementen, Drüsen- und Wimperzellen, die in prinzipiell der gleichen Weise zu einschichtigen verdickten Drüsenepithelien zusammengesetzt sind. Dadurch münden sämtliche Drüsenzellen getrennt an der Oberfläche aus. Beide Organe bestehen aus je zwei Komplexen, die als vorderer und hinterer zu bezeichnen sind, wenn man sie in Lagebeziehung zu dem Ort setzt, wo ihr Produkt, das Schleimfilter, gebraucht wird. Weiterhin haben vorderer und hinterer Komplex bei beiden Organen den prinzipiell gleichen histologischen Aufbau, der durch die besondere Verteilung der Drüsen- und Wimperzellen gekennzeichnet ist (vgl. die Längsschnitte durch die vorderen Komplexe, Abb. 12 a und 23 a, und die hinteren Komplexe, Abb. 12 b und 23 b). Der prinzipiell gleiche Aufbau kann vor allem für den vorderen Komplex keinem Zweifel unterliegen; hier wie dort die charakteristische Anordnung der Drüsen- und Wimperzellen zu Querstreifen, die miteinander abwechseln. Ebenso sind sowohl bei der Mantelfilterdrüse wie beim Endostyl vorderer und hinterer Komplex durch einen besonderen Längsstreifen von Wimperzellen getrennt, der naturgemäß bei dem seitlich komprimierten Endostyl mit der schärferen Sonderung beider Komplexe am deutlichsten erkennbar ist, aber durch die Häufung der Wimperzellen in einem Streifen zwischen vorderem und hinterem Komplex auch bei der Mantelfilterdrüse nachweisbar ist. Übereinstimmung besteht schließlich in der Richtung des Wimperschlag (vgl. Abb. 5 und 18) und in der unmittelbaren Nähe großer Blutlakunen für die Versorgung mit den benötigten Stoff- und Flüssigkeitsmengen.

Das Ergebnis der vergleichenden Untersuchung führt zu der Schlußfolgerung, daß Mantelfilterdrüse und Endostyl in der prinzipiell gleichen Weise aufgebaut sind, daß also der Endostyl seinem Aufbau nach nichts anderes als eine sehr verschmälerte und in die Länge gestreckte Mantelfilterdrüse darstellt.

### 3. Arbeitsweise

Die Arbeitsleistung des Endostyls, die Lieferung von Schleimmaterial für die Kieme, wird bereits von ORTON (1914) beschrieben. Die Arbeitsweise indes, die Herstellung des Schleimgewebes und die dabei ablaufenden Vorgänge, bedürfen noch der Untersuchung.

Daß das vom Endostyl erzeugte Schleimmaterial tatsächlich zu einem Gewebe geformt wird, läßt sich mittels des Suspensionsversuches bei Tieren in normaler Lebensstellung (Abb. 1) leicht beobachten. Man kann sich so des großen Vorteils bedienen, den gerade die Cälyptraeciden bieten, nämlich, daß man in den Kiemenraum vorn direkt hineinschauen und die sich auf der Ventralseite der Kieme abspielenden Filtrationsvorgänge unmittelbar in Augenschein nehmen kann. Es kann als gesicherte Beobachtungstatsache gelten, daß die Suspensionspartikel, die in den Ingestionsraum hineingelangen, durch eine feine Schleimschicht aufgefangen werden, die sich ständig über die Ventralseite der Kieme von ihrer Basis bis zum freien Rand hinzieht. Die Partikel gelangen gar nicht erst in die Spalten zwischen den Filamenten hinein, vielmehr bleiben sie an der Oberfläche des Schleim-Fließbandes hängen und werden von diesem transportiert. Da der Wasserstrom durch die Schleimschicht hindurchtritt, muß sie die Form eines Gewebes haben.

Die eingehendere Untersuchung gestattet weiterhin den Nachweis, daß das Schleimgewebe nicht einfach aus einer Fläche parallel verlaufender Fäden

besteht, die der Zahl der Kiemenfilamente gleichzusetzen wäre, wie anfangs vor der näheren Prüfung vermutet wurde (WERNER 1951, pag. 111). Wenn man nämlich ein einzelnes Partikelchen, das von der Schleimschicht aufgefangen ist, auf seinem weiteren Wege verfolgt, so kann man oft sehen, daß es nicht genau auf der ventralen Kante eines Filamentes befördert wird, sondern zwischen zwei Filamenten, ohne daß es in den Spalt hineingerissen wird und verschwindet; und weiterhin, daß es die Filamente in schräger Richtung überqueren kann. Letzteres wäre kaum möglich, wenn die Schleimschicht aus einzelnen Fäden bestände, die dann von den ventralen Flimmersäumen der Filamente, also genau parallel zu diesen, transportiert werden müßten (s. u. S. 297 ff.). Bei sorgfältigem Zusehen läßt sich überdies feststellen, daß der Weg des Partikels beim schrägen Überqueren der Filamente wellenförmig ist, d. h. es sinkt in die Spalten zwischen den Filamenten etwas ab und wird anschließend wieder auf die Kanten der Filamente hinaufgeführt. Dieser schräge wellenförmige Weg eines einzelnen Partikels läßt sich wohl nur so deuten, daß die transportierende Schleimschicht ein Gewebe ist, das durch seinen Filtrationswiderstand vom Wasserstrom etwas in die Spalten zwischen den Filamenten hineingezogen wird (s. u. Abb. 25). Für die Gewebenatur des Kiemenschleimfilters spricht fernerhin der Sammelvorgang. Man hat den deutlichen Eindruck, daß sich bei der Bildung der Futterwurst (s. u. S. 301 ff.) ein mit Suspensionspartikeln beladenes Gewebe wie ein Teppich aufrollt und nicht ein lose zusammengefügter Verband einzelner Schleimfäden.

Auf Grund dieser Beobachtungstatsachen kann die Gewebenatur des Kiemenschleimfilters als gesichert angesehen werden. Indessen gelingt es nicht, in gleicher Weise wie beim Mantelschleimfilter die Beschaffenheit des Gewebes, insbesondere seine Zusammensetzung aus Quer- und Längsfäden, sichtbar zu machen. Die Gründe hierfür sind offenbar die Feinheit des Gewebes, dann aber auch vor allem die Tatsache, daß das Schleimfilter ständig mit seiner ganzen Fläche der Kieme aufliegt und von dieser befördert wird. Beides erschwert die Beobachtungsmöglichkeiten, so daß der Suspensionsversuch für die Prüfung der Beschaffenheit des Gewebes versagt. Solange es also nicht gelingt, die Gewebestruktur direkt sichtbar zu machen, ist man gezwungen, auf indirektem Wege den Nachweis zu führen, daß das Kiemenschleimfilter in der gleichen Weise wie das Mantelschleimfilter aus Quer- und Längsfäden besteht. Der Nachweis läßt sich dadurch erbringen, daß aus dem prinzipiell gleichen Aufbau des Endostyls und der Mantelfilterdrüse auf eine übereinstimmende Funktion geschlossen werden kann. Der Nachweis des prinzipiell übereinstimmenden Aufbaues mußte deswegen in aller Ausführlichkeit erbracht werden, weil die Arbeitsweise des Endostyls wegen der Kleinheit seiner Bauelemente nicht in der direkten Weise der Beobachtung zugänglich und so in die Teilvorgänge auflösbar ist, wie dies bei der Mantelfilterdrüse möglich und oben (S. 275 ff.) beschrieben ist.

Indessen gelingt es mit Hilfe des Suspensionsversuches doch, soviel von der Tätigkeit des Endostyls sichtbar zu machen, daß an der prinzipiellen Übereinstimmung auch der Arbeitsweise nicht zu zweifeln ist. Spritzt man mit einer feinen Pipette eine sehr feine Suspension auf den hinteren Komplex des Endostyls, so sieht man zunächst, daß die Partikel den in der Abb. 18 dargestellten Weg über den Endostyl nehmen. Dabei werden aber die Partikel nicht einzeln zur Kieme geführt, sondern mittels Schleimfäden, die parallel zum Längsdurchmesser des Endostyls, d. h. annähernd senkrecht zu den Kiemen-

filamenten, befördert werden. Es handelt sich also nach der Richtung des Transportes um die Querfäden des Schleimgewebes. Sie lösen sich vom Rand der Rinne des Endostyls nicht in ganzer Länge gleichmäßig los, sondern von hinten nach vorn fortschreitend, so wie es oben (S. 277) für die Mantelfilterdrüse, nur mit anderer Richtung, beschrieben wurde. Bei Wiederholung des Suspensionsversuches können diese Querfäden regelmäßig sichtbar gemacht werden und sind daher wohl nur als Querfäden eines normalerweise ununterbrochen gebildeten Gewebes zu deuten. Das Material für diese Querfäden stammt offenbar vom hinteren Drüsenkomplex. Wir erinnern uns, daß die Drüsenzellen dieses Komplexes in einem schmalen, von Wimperepithel nicht bedeckten Streifen an die Oberfläche treten. Ihr Sekret muß also notwendig ein sehr schmales Band bzw. einen Faden ergeben, der für das Gewebe des Kiemenschleimfilters nur einen Querfaden darstellen kann. Der Transport dieses Querfadens zum vorderen Komplex wird durch den kräftigen Wimperschlag der Zellen des Wimperzell-Zwischenstreifens zwischen vorderem und hinterem Komplex bewirkt. Wenn ein solcher Querfaden über den vorderen Komplex geführt wird, d. h. über die flache Rinne, so übernehmen den Transport vermutlich die hier zu Querstreifen angeordneten Wimperzellen. Zwischen diesen aber münden in der Rinne die ebenfalls zu Streifen zusammengefaßten peripheren Teile der Drüsenzellen des vorderen Komplexes aus. Ihr Sekret kann sich daher nur zu Fäden ausziehen, die sich an die über sie hinweggeführten Querfäden anheften und so die Längsfäden ergeben müssen, also in der Weise, wie es oben (S. 278) für die Tätigkeit der Mantelfilterdrüse bei der Herstellung des Mantelschleimfilters beschrieben wurde. Es wurde schon erwähnt, daß die Bauelemente des Endostyls und besonders seines vorderen Komplexes zu fein sind, als daß der Vorgang der Bildung der Längsfäden des Kiemenschleimfilters mittels des ja doch recht groben Suspensionsversuches sichtbar gemacht werden könnte. Ebenso war es noch nicht möglich, einen Rhythmus des Cilienschlages an der Oberfläche des Endostyls zu beobachten, der an der Entstehung der Querfäden beteiligt sein könnte. Diese müssen vermutlich in rhythmischen Abständen entstehen im Gegensatz zu den Längsfäden, deren Bildung ein kontinuierlicher Vorgang ist.

Trotz der bestehenden Beobachtungslücken scheint mir nach allem aus dem Nachweis der tatsächlichen Bildung von Querfäden mittels des Suspensionsversuches beim Endostyl, sowie aus der Übereinstimmung des Bauprinzips und der Richtungen des Wimperchlages bei Mantelfilterdrüse und Endostyl der Schluß berechtigt zu sein, daß der Endostyl die gleiche Arbeitsweise hat, daß also auch das Kiemenschleimfilter aus Quer- und Längsfäden besteht.

#### 4. Vergleich des Mantel- und Kiemenschleimfilters

Theoretisch mußte von vornherein für die beiden Filtrationsstufen gefordert werden, daß sie einen verschiedenen Feinheitsgrad haben, d. h. daß Mantel- und Kiemenschleimfilter aus Geweben verschiedener Maschenweite bestehen. Der einfache Suspensionsversuch zeigt immer wieder, daß das Mantelschleimfilter tatsächlich das gröbere Filter ist.

Es führt allerdings keine strenge Sonderung der groben und feinen Partikel in dem Sinne durch, daß es nur die größeren Partikel erfäßt; vielmehr fängt es auch sehr viele feine Partikel auf, die zufällig auf die klebrigen Fäden auftreffen und an ihnen hängen bleiben. In die Ingestionskammer hinein und

damit zum Kiemenschleimfilter gelangen aber bei der normalen Funktion des Mantelschleimfilters stets nur die feinen Partikel.

Besteht die Möglichkeit, die beiden Filter auf ihre Maschenweite hin zu vergleichen und womöglich zu einem sicheren zahlenmäßigen Vergleich zu gelangen? Da das gröbere Mantelschleimfilter sichtbar gemacht werden kann, lassen sich die Abstände der Längsfäden näherungsweise zahlenmäßig erfassen; für die Quersfäden trifft das nicht in gleicher Weise zu, da sie nicht mit gleicher Regelmäßigkeit zu sehen sind. Es gelingt jedoch nicht, die Gewebestruktur des Kiemenschleimfilters zur Darstellung zu bringen; daher ist ein direkter Vergleich mit dem Mantelschleimfilter nicht möglich. Ein Hinweis ist mit den morphologischen Verhältnissen der Bildungsorgane gegeben, der Mantelfilterdrüse und des Endostyls, die einen grundsätzlichen Unterschied aufweisen, der von der Übereinstimmung des Bauprinzips nicht berührt wird, nämlich die verschiedene Größe der Bauelemente, vornehmlich des vorderen Drüsenkomplexes. Ein Vergleich der bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Längsschnitte (Abb. 12 a und 23 a) belegt die Größenunterschiede der Drüsen- und Wimperzellen und die verschieden großen Abstände der Drüsen- und Wimperstreifen. Da von den Drüsenzellstreifen der vorderen Komplexes die Längsfäden gebildet werden, bietet sich so eine Vergleichsmöglichkeit für die Abstände der Längsfäden der erzeugten Gewebe.

Tabelle 2

Vergleich des Mantel- und Kiemenschleimfilters bei *Crepidula fornicata*  
Näherungsweise Ermittlung der Abstände der Längsfäden durch Vergleich der Abstände der Wimperstreifen, des vorderen Komplexes der Mantelfilterdrüse und des Endostyls  
Dm, Dk Durchschnittswerte aus je 10 Messungen in Teilstrich, 1 Teilstrich = 17  $\mu$

Lfd. Nr.	Länge der Tiere mm	Mantelfilterdrüse			Kieme		Endostyl Abstand der Wimperstreifen $d_e = 1/10 Dk$	Dm:de
		Länge mm	Zahl	Abstand Dm	Zahl der Filamente	Abstand der ventralen Kanten Dk		
1	9,6	1,0	26	2,5	85	5,1	0,5	5:1
2	21,0	1,9	32	3,8	170	5,4	0,5	7:1
3	31,7	3,7	40	5,3	270	5,2	0,5	10:1
4	39,5	5,0	75	3,9	360	7,1	0,7	5:1
5	51,0	5,8	98	3,4	425	6,4	0,6	5:1
6	39,0	—	—	0,058 mm	—	—	0,008 mm	7:1
7	53,0	—	—	0,058 mm	—	—	0,008 mm	7:1

In der Tabelle 2 sind die Daten für einen zahlenmäßigen Vergleich einer Anzahl verschieden großer Tiere von *Crepidula* zusammengestellt. Die Messungen wurden dabei in der Weise vereinfacht, daß bei der Mantelfilterdrüse nicht der Abstand der Drüsenzellstreifen, sondern der der leichter erkennbaren Wimperzellstreifen bestimmt wurde. Entsprechend wurden der Einfachheit halber nicht die Abstände der Drüsen- und Wimperstreifen des vorderen Endostylkomplexes gemessen, sondern der Abstand der ventralen Kanten der Filamente an der Kiemenbasis. Da das Verhältnis des Abstandes der Wimperstreifen des vorderen Endostylkomplexes zu dem der ventralen Kanten der Kiemenfilamente ziemlich konstant 1 : 10 ist (vgl. Abb. 18 und 20), läßt sich der gesuchte Abstand der Wimperstreifen des Endostyls ermitteln. So gelangt

man zu einem näherungsweisen Vergleich der Abstände der Wimper- bzw. Drüsenzellstreifen bei Mantel- und Kiemenfilterdrüse, damit der Abstände der Längsfäden der von ihnen erzeugten Gewebe. Das angenäherte Ergebnis ist, daß die Längsfäden des Kiemenschleimfilters fünf- bis zehnmal so dicht stehen wie die des Mantelschleimfilters. Einige Vergleichsmessungen, bei denen die Abstände der Wimperstreifen des vorderen Endostylkomplexes direkt bestimmt wurden (Tier Nr. 6, 7 der Tab. 2), führten zum gleichen Ergebnis.

Für eine derartige ohnehin nur angenäherte Berechnung ist zu berücksichtigen, daß einmal die Dicke der Schleimfäden nicht bestimmt werden kann, und weiterhin, daß es sich nach der angewandten indirekten Methode nur um die Ermittlung der Anfangsabstände handelt, die die Längsfäden der Gewebe unmittelbar bei ihrer Erzeugung haben. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Maschenweite der sehr feinen und elastischen Gewebe auf dem Wege von den Erzeugungs- zu den Sammelorganen sich ändern kann. Auch ist zu vermuten, daß Deformationen auftreten können, die zu Verklebungen der Fäden führen, wodurch eine Verringerung der Maschenweite und damit eine Erhöhung der Filterwirkung verursacht werden kann. Doch hat die auf solche Weise erhöhte Filterwirkung zweifellos eine obere Grenze, besonders dann, wenn der Wasserstrom sehr dichte Suspensionen heraufführt. Obwohl sich die Filter ständig erneuern, kann es doch zu Verstopfungen kommen, deren Folge das Zerreißen der Filtergewebe ist.

Als weiterer indirekter Weg, auf dem man zu einem zahlenmäßigen Vergleich der Maschenweite, damit der Filtrationsfähigkeit des Mantel- und Kiemenschleimfilters gelangen kann, ist die Methode von MACGINITIE (1945) zu nennen, der durch die Verwendung von verschiedenen Suspensionen bekannter Partikelgröße die Maschenweite des Schleimröhrenfilters eines Echiuriden, *Urechis caupo*, ermittelte (vgl. JØRGENSEN, 1951). Diese Methode gestattet, die Maschenweite, nicht aber die Form des Gewebes zu bestimmen. Nach der gleichen Methode wären überdies junge und erwachsene Tiere einer Art und ebenso verschiedene Arten und Gattungen der Familie Calyptraeidae auf die Feinheit der Filtergewebe vergleichend zu untersuchen. Einige vorläufige Beobachtungen weisen darauf hin, daß altersmäßig und artlich bzw. gattungsmäßig bedingte Unterschiede bestehen. So wurden z. B. Suspensionen, die nach der gleichen Methode und mit dem gleichen Ausgangsmaterial hergestellt waren, bei denen also auch die Größenbereiche der Partikel die gleichen sein mußten, von erwachsenen *Crepidula* stets nahezu restlos abfiltriert, während bei *Calyptraea* ein gewisser Teil im Egestionsstrom wieder ausgestrudelt wurde. Ebenso haben ausgewachsene Pantoffelschnecken allem Anschein nach bessere Filtrationseigenschaften als Jungtiere. Eine systematische Untersuchung mittels der genannten Methode wäre geeignet, diese Frage zu klären und die Unterschiede in den Filtrationseigenschaften auch zahlenmäßig zu belegen. Es ist wahrscheinlich, daß sich auch auf diesem Wege eine Bestätigung für die Annahme finden läßt, daß *Crepidula* in der Spezialisierung weiter fortgeschritten ist als *Calyptraea*, was schon aus der Differenzierungshöhe der Mantelfilterdrüse geschlossen wurde (s. o. S. 269 f.). Auch die Funktionsanalyse dürfte so zu dem Ergebnis führen, daß innerhalb der Familie Calyptraeidae *Crepidula* ein Endglied der Entwicklungsreihe darstellt, ein Ergebnis, zu dem schon KLEINSTEUBER (1913) auf Grund allgemein morphologischer und anatomischer Untersuchungen gekommen war.

## II. Die Transport- und Stützvorrichtung, die Kieme

Die Kieme hat bei den Calyptraeiden für den Filtrationsvorgang mehrere Teilfunktionen. a) Durch die Erzeugung des Wasserstromes führt sie die Nahrungspartikel heran; gleichzeitig wird das Kiemenschleimfilter durch den Wasserstrom ständig auf die Kiemenfläche gedrückt, so daß es nicht absinken kann. b) Die Kieme stellt so die Auflagefläche für das Schleimfilter dar und sorgt auf diese Weise auch für die notwendige Spannung des Filtergewebes. c) Sie transportiert das Filter senkrecht zur Richtung des Wasserstromes von ihrer Basis zum freien Rand.

Das Kiemenschleimfilter, das mit der ganzen Fläche aufliegt und geführt wird, unterscheidet sich dadurch vom Mantelschleimfilter, das frei im Raum bewegt wird und nur mit den seitlichen Kanten gehalten und transportiert wird.

Die Morphologie der Kieme ist auf ihre Funktionen in ganz besonderer Weise ausgerichtet. Mit den Beschreibungen von ORTON (1912 b) und YONGE (1938, 1947) liegen bereits ziemlich ausführliche Darstellungen der morphologischen Verhältnisse vor, die hier für die Zusammenstellung der wesentlichen Merkmale benutzt werden können.

Für die Calyptraeiden ist die Vergrößerung der Kieme eines der charakteristischen Merkmale; sie ist weit nach vorn bis über den Vorderkörper und Kopf vorgezogen (Abb. 1, 3). Die Vergrößerung wird erreicht durch die Vermehrung der Zahl der Filamente und deren Formänderung. Die Kieme besteht aus einer großen Anzahl (vgl. Tab. 2, S. 295) von sehr langen, schmalen, stabförmigen, durch eine innere Stüttschicht relativ starren Filamenten, die auf der linken Seite des Kiemenraumes mit etwas verbreiteter Basis ansetzen. Obwohl also die ursprünglich dreieckige Grundform noch andeutungsweise erkennbar ist, sind doch die Filamente im Vergleich zu denen anderer Prosobranchier in dorsoventraler Richtung stark verschmälert. Das distale Ende der Filamente ist etwas verbreitert und verdickt und hat die Form einer flachen, annähernd ovalen Scheibe, die in der Fläche etwas durchgebogen sein kann und dann einem flachen Löffel ähnelt. Durch die vollständige Bewimperung haben die Endabschnitte den Charakter von Wimperscheiben, mit denen die Filamente distal lose zusammengefügt sind. Die Filamente liegen daher stets dicht hintereinander und bilden so die schwach gekrümmte Gesamtfläche der Kieme.

Die Formänderung und Größenzunahme der Kieme haben eine doppelte Wirkung (YONGE 1938). Einmal bieten die verlängerten Filamente den Vorrichtungen für die Erzeugung des Wasserstromes einen größeren Raum, so daß ein kräftiger Wasserstrom resultiert, zum anderen wird die wirksame Filtrationsfläche vergrößert.

Jedes Filament trägt in der typischen Weise 4 Wimpersäume: die beiden lateralen Wimpersäume, sowie den dorsalen (abfrontalen) und ventralen (frontalen) Wimpersaum (Abb. 24 a). Außerdem finden sich auf den Seitenflächen oberhalb und unterhalb der lateralen Wimpersäume und auf den Endscheiben in größeren Abständen längere Sinneshaare, die bereits Plate (1894) gesehen hat.

In den schmalen Spalten zwischen den Filamenten schlagen die sehr langen und kräftigen lateralen Cilien, die den Wasserstrom erzeugen; ihre Funktion ist rein hydromotorischer Art. Der Wimperschlag ist von ventral nach dorsal gerichtet und erfolgt in rhythmischer Koordinierung der benachbarten

Cilien und der Cilien der einander zugekehrten Flächen zweier Filamente, die einen gemeinsamen Spalt umschließen, und zwar in der Weise, daß sich der Wimperschlag wellenförmig fortpflanzt. Dabei pflanzt sich die Welle senkrecht zu der Ebene fort, in der die Wimper schlägt. Die lateralen Wimpersäume zeigen also die bekannte Erscheinung der Metachronie. Die Welle des Wimperschlages verläuft parallel zum Filament, und zwar auf den einander zugekehrten Seiten zweier Filamente in entgegengesetzter Richtung (vgl. Abb. 24 c). Bei Dorsalansicht läuft die Welle im Uhrzeigersinn um den Spalt

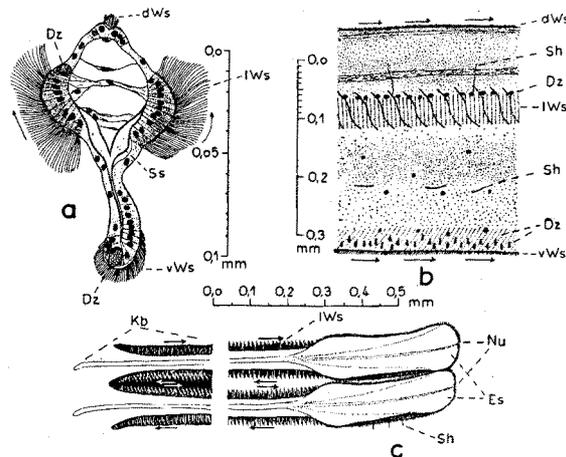


Abb. 24 a—c. *Crepidula fornicata* L. Bau und Bewimperung der Kiemenfilamente. a) Querschnitt, b) Seitenansicht, c) Aufsicht auf die Ventralseite. In c) sind die Wellen des Wimperschlages der lateralen Cilien angedeutet, nur die laterale Bewimperung gezeichnet. Dz Drüsenzellen, Es Endscheiben der Filamente, Kb Kiemenbasis, Nu Nuten der Endscheiben, Sh Sinneshaare, Ss Stützsubstanz, dWs dorsaler, lWs lateraler, vWs ventraler Wimpersaum. Abb. Zeichenapp. v. Leitz

herum. Obwohl der Schlag der einzelnen Wimper in einer Ebene erfolgt, so daß die Wimper mit einem Ruder verglichen werden kann, so scheint in der rhythmischen Koordinierung aller rings um einen gemeinsamen Spalt schlagenden Cilien ein höheres mechanisches Prinzip wirksam zu werden, das mit dem einer Zahnrادpumpe oder einer Turbine verglichen werden kann, die das Wasser von unten nach oben drückt.

Der Schlag der sehr viel kürzeren Wimpern der dorsalen und ventralen Wimpersäume ist von der Kiemenbasis zum distalen Ende hin gerichtet, verläuft also dorsal und ventral von links nach rechts. Von diesen interessieren uns zunächst nur die wesentlich stärker ausgebildeten ventralen Wimpersäume, da sie durch ihren Schlag den Transport des aufliegenden Kiemenschleimfilters bewirken. Genau genommen werden also von den ventralen Wimpersäumen niemals die abfiltrierten Partikel transportiert, sondern nur das Filter selbst, das dann seinerseits als ein Förderband die Partikel mitnimmt.

Insbesondere sind die lateralen Cilien der Filamente an dem Filtrationsvorgang selbst völlig unbeteiligt. Ihre Aufgabe besteht lediglich darin, den Wasserstrom zu erzeugen und die Nahrungsbestandteile heranzuschaffen. Wie der Augenschein zeigt, sind sie nicht in der Lage, die Partikel in normaler Weise abzufiltern. Wenn man nämlich den Suspensionsversuch mit einer sehr feinen und dichten Suspension ausführt, kann es vorkommen, daß das Kiemenschleimfilter verstopft wird und stellenweise zerreißt. An den Bruchstellen werden dann die Partikel in die Spalten hineingerissen und bleiben häufig an den lateralen Cilien kleben, so daß sie in flimmernde Bewegung geraten. Es vergeht dann stets eine gewisse Zeit,

bis sich die lateralen Cilien von den Partikeln freigemacht haben, die in den Egestionsraum mitgerissen werden. ORTON (1912 b) nimmt an, daß die lateralen Cilien (vermutlich in einem solchen Fall) die Schlagrichtung ändern können; sie sollen dann wie die Wimpern der ventralen und dorsalen Wimpersäume von links nach rechts schlagen und die Partikel zum Rand der Kieme befördern. Diese Angabe ließ sich durch meine bisherigen Beobachtungen nicht bestätigen. Sie scheint aber auch nicht sehr wahrscheinlich zu sein, da die lateralen Wimpern nur für die Erzeugung des Wasserstromes eingerichtet sind und nicht für das Auffangen und den Transport von Partikeln. Letzteres ist allem Anschein nach immer an das Vorhandensein von Schleim gebunden, der aber den Schlag der langen Cilien der lateralen Wimperzellen nur hemmen würde. Damit hängt es wohl zusammen, daß die Wimpern der ventralen und dorsalen Wimpersäume, denen der Schleimtransport obliegt, so sehr viel kürzer sind.

Das sehr dichte Gewebe des Kiemenschleimfilters ist die Ursache dafür, daß der Filtrationsvorgang nahezu ausschließlich im Ingestionsraum stattfindet, was letzten Endes auf den Besitz des Endostyls, des Bildungorgans für das Schleimfilter, zurückzuführen ist. Es erhebt sich die Frage, ob der Schleim ausschließlich vom Endostyl geliefert wird. Diese Frage ist deswegen berechtigt, weil der Endostyl eine Sonderbildung darstellt, die den meisten anderen Prosobranchiern, darunter auch Wasserstromfiltrierern fehlt. Bei ihnen wird der Schleim für das Kiemenfilter in erster Linie von Drüsenzellen der Filamente selbst geliefert, was mit YONGE (1938) als die ursprüngliche, phylogenetisch ältere Situation zu bezeichnen ist. Indessen ist bei den Calyptraeiden trotz der Herausbildung des Endostyls eine vollständige Reduktion der Drüsenzellen an den Kiemenfilamenten nicht eingetreten. Das ergab einmal die experimentelle Prüfung, die in der Weise durchgeführt wurde, daß der Endostyl an der Kiemenbasis der Länge nach abgetrennt wurde. Trotzdem wurden beim Suspensionsversuch auf der ventralen Kiemenfläche Partikel aufgefangen und transportiert, jetzt aber nicht mehr durch ein Schleimgewebe, sondern lediglich durch feine Schleimfäden auf den ventralen Wimpersäumen. Das Material für die Schleimfäden konnte notwendig nur von den Kiemenfilamenten selbst geliefert werden. Durch die Untersuchung der Filamente im Lebendpräparat wie auch bei Schnittserien ließen sich dann auch die Schleimzellen auffinden, die allerdings wegen ihrer geringeren Häufigkeit und Kleinheit vorher der Beobachtung entgangen waren. Die meisten Drüsenzellen liegen im Oberflächenepithel der ventralen Wimpersäume; außerdem befindet sich noch eine Reihe einzeln angeordneter Drüsenzellen dicht oberhalb jedes lateralen Wimpersaumes (Abb. 24 a, b).

Für den normalen Ablauf des Filtrationsvorganges ist das Sekret der Drüsenzellen der ventralen Wimpersäume offenbar von geringerer Bedeutung; es dient vermutlich dazu, das Gleiten des Kiemenschleimfilters zu erleichtern. Die Drüsenzellen dürften also die gleiche Funktion haben wie die der Wimperstreifen, die die seitlichen Transportbahnen des Mantelschleimfilters darstellen (s. o. S. 279 f.).

Das Vorhandensein der Drüsenzellen an den Filamenten bei den Calyptraeiden erklärt einen weiteren Befund, der mit der Funktion der dorsalen Wimpersäume zusammenhängt. ORTON (1912 b) hat darauf hingewiesen, daß ihr Wimperschlag dem Wasserstrom im Egestionsraum die Richtung zum Ausgang gibt; fernerhin, daß auch an den dorsalen Wimpersäumen regelmäßig ein Transport von Suspensionsbestandteilen zu beobachten ist (vgl. YONGE 1947, pag. 507). Diese werden ebenfalls von links nach rechts zum freien Rand der Kieme befördert, wo sie in einer Art Nute (Abb. 24 c) auf die Unterseite umgelenkt werden. Das bedeutet, daß auch die dorsalen Wimpersäume eine gewisse Rolle beim Filtrationsvorgang spielen. Ihre Funktion läßt sich leicht

beobachten, wenn man bei einem aus dem Gehäuse herausgelösten, aber sonst unverletzten Tier einen Teil des über der Kieme liegenden Manteldaches entfernt und auf die freiliegende dorsale Fläche der Kieme eine Suspension spritzt. Dabei sieht man, daß über die dorsalen Wimpersäume feine Schleimfäden laufen, die die Partikel auffangen und transportieren. Hier handelt es sich wirklich nur um Schleimfäden; das wird vor allem dann deutlich, wenn man den später zu besprechenden Sammelvorgang auf der Unterseite des Kiemensrandes untersucht, wo in das sich teppichartig aufrollende Kiemenschleimfilter die von der Dorsalseite herumgeführten Fäden eingefügt werden.

Für den Gesamtfiltrationsvorgang spielt die Funktion der dorsalen Wimpersäume und der hier entlanggeführten Schleimfäden zweifellos nur eine untergeordnete Rolle, da nur die sehr feinen Partikel, die das Kiemenschleimfilter passiert haben und mehr oder weniger zufällig auf die Schleimfäden auftreffen, von ihnen aufgefangen werden können. Ihre Wirkung kann also nicht als echte Filtration bezeichnet werden. Man kann sich allenfalls noch vorstellen, daß sie zu größerer Bedeutung gelangen können, wenn ein größerer Teil der Suspensionsbestandteile bei einer unvollständigen Funktion des Kiemenschleimfilters durch die Spalten hindurchgerissen wird, etwa dann, wenn das Filter verstopft ist und zerreißt. Immerhin zeigt diese Beobachtung, daß eine gewisse Filtration auch noch im Egestionsraum stattfindet, wenn auch die Hauptfiltration auf der Ventralseite der Kieme erfolgt, wie schon ORTON (1912 b) angegeben hat.

Wo wird der Schleim für die Schleimfäden auf den dorsalen Wimpersäumen gebildet? Es wurde anfangs vermutet, daß er teilweise von der Hypobranchialdrüse stammen könnte. Da aber der Wimperstrom, der von den Wimperzellen der Hypobranchialdrüse erzeugt wird, nicht auf die Kieme hin, sondern von ihr fortgerichtet ist (vgl. Abb. 2), ist das nicht sehr wahrscheinlich. Vielmehr ist anzunehmen, daß das Material für die Schleimfäden auf den dorsalen Wimpersäumen ebenfalls an den Filamenten selbst erzeugt wird, und zwar offenbar von der Reihe einzelner Drüsenzellen oberhalb der lateralen Wimpersäume (Abb. 24 b). Das Sekret dieser Drüsenzellen fließt vermutlich in sehr feinen Fäden über die oberhalb der lateralen Wimpersäume gelegenen Flächen und vereinigt sich auf den dorsalen Wimpersäumen zu den Schleimfäden. Entsprechend der geringen Zahl und Größe dieser Drüsenzellen können die Schleimfäden nur sehr fein sein. Damit steht die schwache Ausbildung der dorsalen Wimpersäume in Übereinstimmung, die im Querschnitt nur aus wenigen Zellen bestehen.

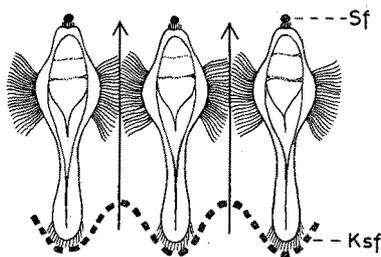


Abb. 25. Filtration des Atemwasserstromes durch das Kiemenschleimfilter. Schem. Teilzeichnung eines Längsschnitts durch die Kieme, durch den drei Filamente im Querschnitt getroffen sind. Ksf Kiemenschleimfilter, Sf Schleimfaden auf dem dorsalen Wimpersaum. Die Pfeile geben die Richtung des Wasserstromes wieder

Phylogenetisch ist dieser Teilvorgang der (unechten) Filtration auf der Dorsalseite gegenüber dem auf der Ventralseite stattfindenden Vorgang der echten Filtration durch das Gewebe des Kiemenschleimfilters der ältere, der auch bei anderen Prosobranchiern vorkommt und hier eine größere Rolle beim Auffangen der Suspensionspartikel und bei der Reinigung der Kiemenhöhle spielt. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß er bei den Calyptraeiden nur von untergeordneter Bedeutung sein kann. Immerhin zeigt die Beibehaltung auch dieser ursprünglichen Form, daß die Filtration bei den Calyptraeiden bis zum größtmöglichen Grade der Vollkommenheit durchgebildet ist. In der Abb. 25 ist die Lage des ventralen Kiemenschleimfilters und der dorsalen Schleimfäden schematisch dargestellt.

### III. Die Sammelvorrichtung, Kiemenrand und Futterrinne

Bei dem sich an den Transport des Kiemenschleimfilters am Rand der Kieme anschließenden Sammelvorgang, bei dem das Filter mit dem Rückstand in der Futterrinne zu einer Futterwurst geformt wird, sind zwei Teilvorgänge zu unterscheiden: a) die Aufrollung des Schleimfilters, die durch eine Rotationsbewegung hervorgerufen wird, b) der Transport von hinten nach vorn, der auf eine geradlinige Bewegung zurückzuführen ist. Beide Bewegungskomponenten wirken zusammen, so daß alle Teilchen der sich bildenden Futterwurst auf dem Weg nach vorn eine Spirale beschreiben.

Durch die Länge der Filamente berührt die Kieme mit ihrem freien Rand im hinteren Abschnitt des Kiemenraumes dessen Boden, im vorderen Abschnitt den Rand des rechten Nackenlappens. Am Ende seines Weges über die ventrale Fläche der Kieme gerät das Schleimfilter in den Winkel oder in die Tasche zwischen Kiemenrand und den darunterliegenden Körperflächen. Diese Tasche stellt das eigentliche Sammelorgan dar und nicht allein die Futter-

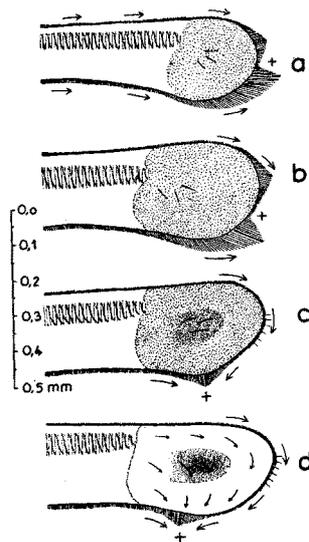


Abb. 26 a—d. *Crepidula fornicata* L. Bewimperung der Endscheiben der Kiemenfilamente und Richtung des Wimperschläges bei einem Tiere von 19,0 mm Länge mit insgesamt 170 Kiemenfilamenten. a) 10., b) 20., c) 30., d) 50. Filament von vorn; + „Drehpunkt“.

Abb. Zeichenapp. v. Leitz

rinne. Das geht daraus hervor, daß Kieme (1) und Futterrinne (2) an dem Sammelvorgang beteiligt sind.

1. Der Anteil der Kieme besteht in der Erzeugung der Rotationsbewegung. Die Schlagrichtung der ventralen und dorsalen Wimpersäume ist zum Rand der Kieme gerichtet, die Wimperströme müssen also an einer Stelle zusammentreffen. Diese Stelle befindet sich bei dem größten Teil der Kiemenfilamente auf der Ventralseite der Endscheiben und ist durch längere Wimpern kenntlich (Abb. 26 c, d). Durch die aufeinanderprallenden entgegengesetzten Wimperströme entsteht am „Drehpunkt“ ein Wirbel, der zur Aufrolung des Kiemenschleimfilters allein befähigt ist. An dieser Stelle werden auch die dorsalen Schleimfäden in die entstehende Futterwurst eingefügt (Abb. 27). Der Beweis für den Anteil des Kiemenrandes am Sammelvorgang kann leicht erbracht werden, wenn man an dem nach Abbildung 3 präparierten lebenden Tier den Suspensionsversuch ausführt. Die natürliche Lagebeziehung zwischen Kiemenrand und Futterrinne ist gestört, und der Kiemenrand ist völlig frei. Trotzdem entsteht auch jetzt auf der Ventralseite des Kiemenrandes eine Schleimwurst, die zwar sehr langsam, aber doch deutlich erkennbar rotiert. Sie

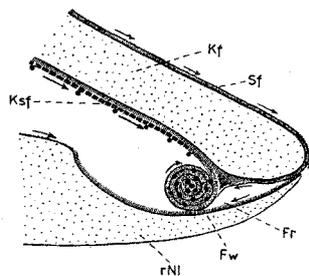


Abb. 27. Sammelvorgang zwischen Kiemenrand und Futterrinne. Schem. Teilzeichnung eines Querschnitts durch den Vorderkörper, vgl. Abb. 2. Fr Futterrinne, Fw Futterwurst, Kf Kiemenfilament, Ksf Kiemenschleimfilter, rNI rechter Nackenlappen, Sf Schleimfaden auf der Dorsalseite

unterscheidet sich von der normalerweise in der Futterrinne gebildeten Futterwurst durch die losere und weniger kompakte Beschaffenheit. Der Rotationseffekt des Kiemenrandes ist in der ganzen Länge der Kieme nachweisbar, sowohl beim hinteren Teil der Kieme, der im Eingeweidetasche liegt, wie auch beim vorderen, der sich über den Vorderkörper erstreckt. Eine schwächere Rotation ist lediglich bei den vordersten Kiemenfilamenten festzustellen, die sich durch ihre geringe Größe und durch die andere Form und Bewimperung der Endscheiben von der überwiegenden Mehrzahl der Filamente unterscheiden (Abb. 26 a, b). Die verschiedene Bewimperung der vordersten Filamente bewirkt, daß der Sammelvorgang nicht mehr unter dem Kiemenrand stattfindet, sondern seitlich von ihm. Das hängt zweifellos mit den im vordersten Abschnitt veränderten Lagebeziehungen zwischen Kiemenrand und Futterrinne zusammen, da hier bei der normalen Haltung des Vorderkörpers die Futterrinne nicht genau unter dem Kiemenrand liegt, sondern seitlich verschoben ist. Die durchaus zweckentsprechende Modifizierung der Bewimperung der vordersten Kiemenfilamente findet sich in der gleichen Weise auch bei *Calyptraea*.

Nach YONGE (1938, Fig. 3, pag. 358) sollen die Endscheiben der Kiemenfilamente gleichzeitig noch an dem Transport der Futterwurst nach vorn beteiligt sein, was durch einen nach vorn gerichteten Wimperstrom der Endscheiben bewirkt werden müßte. Wenn diese Angabe

zuträfe, müßte sich bei dem zuletzt erwähnten Versuch die Schleimwurst am freien Kiemenrand nach vorn bewegen. Da das nicht beobachtet werden konnte, scheint vom Kiemenrand ein geradliniger, nach vorn gerichteter Bewegungseffekt nicht auszugehen. Nach allen Beobachtungen beschränkt sich der Anteil des Kiemenrandes am Sammelvorgang (Abb. 27) auf den Rotationseffekt. Zu dem gleichen Ergebnis ist MORTON bei seinen Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Struthiolariiden und Vermetiden gekommen (1951 a, pag. 10; vgl. MORTON 1951 b, Fig. 12, pag. 9).

2. Der Anteil der Futterrinne ist infolge der verschiedenen Ausbildung ihres hinteren und vorderen Abschnittes nicht einheitlich. Der hintere Abschnitt auf dem Boden des Eingeweidetasches (s. Abb. 3) stellt keine Rinne, sondern nur einen schmalen Wimperstreifen dar, der sich bei *Crepidula* durch seinen Pigmentmangel meist deutlich vom benachbarten Oberflächenepithel des Kiemenraumes abhebt. Nach dem histologischen Aufbau ist dieser hintere Abschnitt der Futterrinne ein schmaler Streifen verdickten Epithels, der aus Wimper- und Drüsenzellen besteht. Die Wimperzellen transportieren durch den gerichteten Schlag ihrer Cilien das vom Kiemenrand eingerollte Schleimfilter nach vorn. Der hintere Teil der Futterrinne, auf den auch der Wimperschlag des seitlich angrenzenden Oberflächenepithels auf dem Boden des Kiemenraumes hinführt, wirkt also als Förderband.

An der Stelle, an der Eingeweidetasch und Vorderkörper zusammenhängen, schließt sich der vordere Abschnitt der eigentlichen Futterrinne an, der von dem rinnenartig vertieften rechten Nackenlappen gebildet wird. Das Epithel ist hier ebenfalls verdickt und ist ein ausgesprochenes Wimperepithel, in das Drüsenzellen eingelagert sind. Der Wimperschlag ist am rechten Rand der Rinne deutlich von rechts nach links gerichtet, bewirkt also eine Rotation des Inhalts. Die rotierende Wirkung wird dadurch verstärkt, daß der Wimperschlag der Wimperzellen auf der Dorsalseite des Vorderkörpers entgegengesetzt, d. h. von links nach rechts gerichtet ist. Andererseits aber zeigt der Suspensionsversuch am Tier mit freiliegender Futterrinne (Abb. 3), daß von der Futterrinne auch ein nach vorn gerichteter Bewegungseffekt ausgeht, da das von hinten herangeführte Schleimmaterial in der Rinne rotiert und gleichzeitig nach vorn wandert, was allem Anschein nach nicht ausschließlich mit der Schubwirkung von hinten zu erklären ist.

Bei der Formung der Futterwurst in der eigentlichen Futterrinne wirken also die von ihr selbst und dem Kiemenrand verursachte Rotation und die von der Futterrinne und dem Schub von hinten hervorgerufene Vorwärtsbewegung zusammen. Wie bereits erwähnt, wirken sich die geschilderten Teilvorgänge für den Gesamtvorgang so aus, daß Aufrollen des Kiemenschleimfilters und Transport nach vorn gleichzeitig erfolgen. Daher wird das Kiemenschleimfilter, je mehr es sich dem Kiemenrand nähert, nicht mehr parallel zu den Kiemenfilamenten, sondern schräg zu ihnen transportiert.

Der Transport der Futterwurst in der Futterrinne nach vorn wird durch eine Art Verschuß der Futterrinne begrenzt. Dadurch nämlich, daß sich der rechte Nackenlappen unter dem rechten Tentakel und dem rechten Lippenwulst als besonderer Hautlappen fortsetzt (Abb. 1, 17), wirkt die Tentakelbasis zusammen mit diesem Hautlappen als vorderer Verschuß. Die Futterwurst rotiert solange in der Futterrinne, bis das Tier den Hautlappen, die Verschußplatte, abhebt. Dann wird die Futterwurst wie in einem seitlich offenen Kanal nach vorn vor die median gelegene senkrechte Mundspalte geführt, aus der die gespreizte Radula hervorgestreckt wird. Mit ihr zieht das Tier die Futterwurst in den Pharynx hinein.

Wenn die Filtration mittels beider Filtrationsstufen den Eindruck eines automatisch ablaufenden Vorganges macht, so trifft das für den letzten Vorgang der Nahrungsaufnahme nicht in gleicher Weise zu. Dieser ist vielmehr vom Willen des Tieres abhängig. Der auslösende Reiz für die Öffnung des Verschlusses ist vermutlich die Menge des in der Futterrinne angesammelten Materials, also die Größe der Futterwurst.

An dieser Stelle seien einige kurze Bemerkungen über die Art der Nahrung eingefügt. ORTON (1912 b) hat die Nahrung von *Crepidula* durch Magen- und Darminhaltsuntersuchungen ermittelt und festgestellt, daß neben Detritus vor allem Diatomeen den Hauptteil der Nahrungsbestandteile ausmachen. Wichtig ist, daß die Calyptraeiden durch den doppelten Filtrationsmechanismus auch in der Lage sind, relativ große Bestandteile zu fressen; so konnte von mir beobachtet werden, daß erwachsene *Crepidula* gelegentlich arteigene Larven einstrudelten und fraßen, deren Größe auf dem Stadium der Schlüpfreife ca. 0,3 mm beträgt. Seltener kommt es vor, daß die festsitzenden Tiere kleine, in der näheren Umgebung des Gehäuses wachsende Algenfäden abweiden, dann nämlich, wenn diese mit dem Atemwasserstrom unter das Gehäuse und in die Nähe des Mundes gebracht werden. Die Tiere ergreifen die Algenfäden mit der Radula, reißen sie ab und fressen sie auf. Ähnliche Beobachtungen hat auch schon COE (1947, 1948) bei jüngeren, noch beweglichen Tieren gemacht. Da die Calyptraeiden von Vorfahren abstammen, die ihre Nahrung nach Art der Weidegänger aktiv aufgesucht haben, ist es von besonderem Interesse, daß diese ursprüngliche Form des Nahrungserwerbs von den heute lebenden Arten noch gelegentlich ausgeübt werden kann. Sie spielt aber in jedem Falle nur eine zufällige und untergeordnete Rolle, da die Nahrungsaufnahme aus dem Plankton stets überwiegt.

#### E. Die Bedeutung der Hypobranchialdrüse

Die Ausbildung des doppelten Filtrationsapparates bewirkt, daß nur wenige Suspensionspartikel in den Egestionsraum gelangen. Es kann sich dabei nur um Partikel handeln, die wegen ihrer geringen Größe das Kiemenschleimfilter passiert haben, oder auch um größere, wenn das Kiemenschleimfilter aus irgendeinem Grunde vorübergehend versagt hat. Was geschieht mit diesen Partikeln im Egestionsraum? Werden sie einfach vom Egestionsstrom ausgestrudelt, oder besteht hier eine Möglichkeit, sie aufzufangen?

Ein gewisser Teil der sehr kleinen Partikel wird zweifellos wieder ausgestrudelt, was bereits unter Hinweis auf Unterschiede bei *Crepidula* und *Calyptraea* erwähnt wurde (s. o. S. 296). Ein anderer Teil wird im Egestionsraum aufgefangen. Es sind dies die Partikel, die am „Rande“ des Wasserstromes transportiert werden, so daß sie die mit Schleim bedeckten Flächen des Egestionsraumes streifen und an ihnen hängen bleiben. Die Bodenfläche des Egestionsraumes wird von der Dorsalseite der Kieme gebildet; daher wird ein Teil der durch die Spalten zwischen den Filamenten hindurchtretenden Partikel von den auf den dorsalen Wimpersäumen transportierten Schleimfäden aufgefangen (s. o. S. 299 ff.). In ähnlicher Form dürfte auch die Decke der Egestionskammer Suspensionspartikel auffangen, da hier die bereits erwähnte Hypobranchialdrüse liegt, ein für die meisten Prosobranchier typisches Organ. Es besteht aus Wimper- und Drüsenzellen, die allem Anschein nach gleich-

mäßig verteilt sind. Da jede Drüsenzelle einzeln an der Oberfläche ausmündet, stellt die Hypobranchialdrüse ein einschichtiges Epithel dar, dessen sezernierende Oberfläche durch Faltenbildung vergrößert sein kann (allgem. Angaben über die Hypobranchialdrüse u. a. bei BERNARD 1890, SIMROTH 1896—1907, ANKEL 1936, YONGE 1947).

Wie schon in anderem Zusammenhang erwähnt (s. o. S. 275), beschreibt BERNARD (1890) für die Hypobranchialdrüse von *Purpura* das Vorhandensein einer dritten Zellsorte, der neuro-epithelialen Zellen. Ihr Vorkommen wird von SCHEIDIG (1913) für die Calyptraeiden nicht bestätigt; dagegen gibt er in Übereinstimmung mit KLEINSTEUBER (1913) an, daß sich histologisch ein visköser von einem mucösen Teil der Hypobranchialdrüse unterscheiden lasse, ohne daß allerdings eine unterschiedliche Funktion der von beiden Teilen produzierten Sekrete nachzuweisen sei. Die Angaben der beiden Autoren sind indes nicht ausreichend, um Klarheit über die von ihnen unterschiedenen Teile der Drüse zu erzielen. SCHEIDIG erwähnt ferner noch, daß sich bei *Crucibulum ferrugineum* und *Crepidula moulinsii* keine Faltenbildung der Drüse finde.

Die letzteren Angaben weisen bereits darauf hin, daß die Hypobranchialdrüse bei den Calyptraeiden nicht den hohen Grad der Ausbildung wie bei den anderen Prosobranchiern erreicht. Dafür sprechen auch die Bemerkungen von YONGE, der sie 1938 bei *Crepidula* vermißt, der aber den negativen Befund 1947 auf Grund der Untersuchungen von GRAHAM (1938) berichtigt.

Die eigenen Beobachtungen bestätigen die Angaben GRAHAMS, daß die Hypobranchialdrüse bei *Crepidula fornicata* und *Calyptraea chinensis* vorhanden ist, und daß sich die beiden Arten deutlich durch den Ausbildungsgrad unterscheiden. Bei *Crepidula* ist sie morphologisch nicht abgrenzbar, und es bedarf der Schnittuntersuchung, um sie als Verdickung des Mantelepithels nachzuweisen. Außerdem ist ihre flächenhafte Ausdehnung relativ geringer als bei *Calyptraea*, bei der das Organ als verdicktes, schwach gewelltes Drüsenepithel mit Hilfe des Binokulars erkannt und vom benachbarten Mantelepithel unterschieden werden kann. Der verschiedene Ausbildungsgrad läßt darauf schließen, daß die Hypobranchialdrüse bei *Calyptraea* eine größere Aufgabe hat als bei *Crepidula*, wo sie allem Anschein nach in Reduktion begriffen ist.

Ihre Lage ist in Abbildung 2 angedeutet. Der von den Wimperzellen der Drüse erzeugte Wimperstrom an der Decke des Kiemenraumes ist von der Kiemenbasis weg und im hinteren Teil des Kiemenraumes überdies schräg nach vorn zum Ausgang des Egestionsraumes gerichtet. Der von der Drüse ausgeschiedene Schleim überzieht als dünne Schicht ständig die Fläche der Decke des Egestionsraumes und kann so aufprallende Suspensionspartikel zur Egestionsöffnung befördern. Da aber niemals beobachtet werden konnte, daß hier besondere Schleimprodukte nach draußen ausgestoßen werden, ist anzunehmen, daß normalerweise nur geringe Schleimmengen von der Hypobranchialdrüse erzeugt werden. Sie gelangen im hinteren Abschnitt des Kiemenraumes offenbar in die Futterrinne, worauf die Richtung des Wimperschlages bei den in Abb. 3 rechts von der Futterrinne gelegenen Mantelpartien hinweist.

Hervorzuheben ist, daß das von der Hypobranchialdrüse erzeugte Sekret infolge ihrer Lage und der Richtung des Wimperstromes offenbar nicht regelmäßig mit der Dorsalfläche der Kieme in Berührung tritt. Nun zeigen aber Schnittpräparate oft, daß sich von der Hypobranchialdrüse Schleimfäden zu den Kiemenfilamenten hinziehen, was schon GRAHAM (1938) mitgeteilt hat. Wie ist dieser scheinbare Widerspruch zu erklären?

Es ist zu vermuten, daß die Dorsalfläche der Kieme mit dem darüberliegenden Drüsenorgan bzw. ihrem Schleimsekret in Kontakt kommen kann, wenn sich das Tier zurückzieht und kontrahiert. Das dürfte unter normalen

Umständen die natürliche Reaktion auf den Reiz sein, den eine allzugroße Menge von Suspensionsbestandteilen im Atemwasserstrom verursacht. Ein solcher Reiz übt vermutlich gleichzeitig eine stimulierende Wirkung auf die Hypobranchialdrüse aus (GRAHAM 1938), so daß sie in diesem Fall durch eine vermehrte Schleimproduktion an der Ausscheidung der in den Egestionsraum gelangten Partikel stärker beteiligt sein kann. Dabei können dann auch die dorsalen Wimpersäume der Kiemenfilamente beim Abtransport des von der Hypobranchialdrüse erzeugten Schleimes mitwirken. In ähnlicher Weise ist wohl auch eine Mitteilung von MORTON (1951 b) zu deuten. MORTON hat bei *Stephopoma* (Vermetidae) beobachtet, daß sich die ganze Reihe der Kiemenfilamente von Zeit zu Zeit zur Decke emporhebt, so daß ein großer Teil der Kiemenfläche mit der Hypobranchialdrüse in Kontakt gebracht wird.

Allgemein besteht die Funktion der Hypobranchialdrüse bei den meisten Prosobranchiern, die nicht über einen spezialisierten Filtrationsmechanismus für den Nahrungserwerb verfügen, in ihrer Beteiligung am Vorgang der Reinigung des Kiemenraumes. Sie erfolgt in der Weise, daß der Atemwasserstrom an schleimbedeckten Flächen der Kieme und des Mantelepithels vorbeistreicht. Die Schleimschicht dient so dem Schutz des Oberflächenepithels und der Entfernung der aufprallenden und durch die Klebwirkung des Schleims aufgefangenen Partikel. Der im Bereich der Kiemenfilamente benötigte Schleim wird von den Drüsenzellen der Filamente selbst erzeugt, während die Hypobranchialdrüse den Schleim für die Decke des Egestionsraumes liefert. Je unvollkommener die Reinigungs- bzw. Filtrationswirkung der Kieme vor allem auf ihrer Ventral- (Frontal-)seite ist, desto stärker ist die Hypobranchialdrüse ausgebildet (vgl. YONGE 1947, MORTON 1951 b).

Dem entspricht ihre schwächere Ausbildung und wohl auch geringere Funktion bei den Calyptraeiden mit ihrem hochentwickelten Filtrationsapparat. Die umgekehrte Proportionalität zwischen dessen Differenzierungshöhe und dem Ausbildungsgrad der Hypobranchialdrüse ist bei ihnen deswegen besonders bemerkenswert, weil auch hier die bereits erwähnten Gattungsunterschiede bestehen.

## F. Besprechung der Ergebnisse

Es wurde versucht, den Vorgang der Nahrungsaufnahme bei den Calyptraeiden mit den der Analyse bislang zugänglichen Einzelheiten darzustellen. Als wichtige Hilfsmittel erwiesen sich die Lebendbeobachtung und der Suspensionsversuch. Das wesentliche Ergebnis der Untersuchungen ist, daß der Gesamtvorgang des Nahrungserwerbs auf einer echten Filtration des Atemwasserstromes beruht, der auf seinem Wege durch den Kiemenraum zwei Filtrationsstufen passieren muß. Beide Filtrationsstufen arbeiten nach dem gleichen mechanischen Prinzip, das als das Prinzip des endlosen Schleimfilterbandes bezeichnet werden kann.

1. Die räumlich erste und gröbere Filtrationsstufe ist das Mantelschleimfilter vor dem Eingang zur Ingestionskammer. Es hat die Aufgabe der ersten Filtration des Atemwasserstromes, aus dem die gröberen Partikel und ein Zuviel an feinen Partikeln abfiltriert werden. So hält es vor allem die groben Bestandteile von der zarten und empfindlichen Kieme fern. Gleichzeitig ist

diese Filtration in den Dienst der Nahrungsaufnahme eingeschaltet. Das Filterband wird durch einen besonderen Transportmechanismus ständig nach vorn geführt und bringt als Förderband die Partikel zum Sammelorgan, zur Futtertasche. Durch die ständige Bildung des Filterbandes wird gleichzeitig sein Verstopfen verhindert.

Die Beobachtung der Sonderung der größeren Partikel am Eingang zum Mantelraum und ihr direkter Transport zur Futtertasche stammt von ORTON (1912 b). ORTON und in der Folgezeit YONGE (1938) erklärten diese Sonderung als Wirkung einer besonderen Strömung am Eingang zum Kiemenraum. ORTON (1912 b, pag. 451 f.) ist der Erkenntnis des wirksamen Prinzips recht nahegekommen: „In the capture of foodparticles there is no doubt that the secretion of mucus for entrapping the particles is a very important factor, and a more correct idea of the forward movement would be conveyed if one imagined a sheet of mucus bearing the food-particles being both drawn and passed onwards into the food-pouch.“ Die Gewebenatur des von ihm vermuteten Schleimbandes und damit seine Filtereigenschaft sind ihm jedoch entgangen, ebenso wie das Vorhandensein eines besonderen Bildungsorgans.

Nach YONGE (1938) sind bei den pectinibranchen Prosobranchiern allgemein drei Wimperströme im Kiemenraum nachweisbar, die den Abtransport der durch Schleim aus dem Atemwasser abgesonderten Partikel bewerkstelligen. Der von YONGE „current A“ genannte Wimperstrom findet sich am Eingang des Kiemenraumes und befördert die größeren Bestandteile direkt nach draußen, die durch ihr größeres Gewicht aus dem Wasserstrom ausfallen sollen (vgl. ORTON 1912 b, pag. 454). Für die Calyptraeiden wäre dieser „current A“ mit dem Wimperstrom zu identifizieren, der durch den Wimperstreifen auf der Mantelkante erzeugt wird. In Wirklichkeit hat dieser Wimperstreifen die Teilfunktion des Transports und der seitlichen Befestigung der linken Kante des Mantelschleimfilters. Darüber hinaus wurde gezeigt, daß am Eingang zum Kiemenraum durch das Mantelschleimfilter mit den groben stets auch zahlreiche feine Partikel aufgefangen werden.

Das Mantelschleimfilter ist in dieser Form einmalig und nach den bisherigen Untersuchungen auf die Familie Calyptraeidae beschränkt, die sich damit als besonders spezialisierte Gruppe erweist. Vergleichende Untersuchungen an anderen Prosobranchiern (Arten der Gattungen *Patella*, *Fissurella*, *Trochus*, *Murex*, *Nassa*, *Aporrhais*, *Buccinum*, *Litorina*) verliefen negativ.

Dementsprechend ist die Filterdrüse als Neubildung anzusprechen, die von anderen Mantelorganen nicht direkt abgeleitet werden kann. Ihrer Funktion nach ist sie nur mit der Reuse aus verzweigten und unverzweigten Tentakeln vergleichbar, die der Mantelrand von *Turritella communis* an der Ingestionsöffnung trägt (GRAHAM 1938). Das ist deswegen von Interesse, weil diese Art ebenfalls zu den Filtrierern gehört. Die Reuse hat nach GRAHAM die Funktion, die größeren Bestandteile aus dem Atemwasser vor dem Eintritt in den Kiemenraum auszusondern. Bei den anderen Gruppen von Filtrierern, den Lamellibranchiern, Tunicaten und bei *Branchiostoma* dienen der gleichen Aufgabe bekanntlich die Tentakel des Mantelrandes und der Ingestions-siphonen bzw. die Mundtentakel, die bei den Ascidien stark verzweigt sein können.

2. Auch hinsichtlich des Kiemenschleimfilters stellen die Calyptraeiden eine sehr differenzierte Gruppe dar. Die Filtration mittels der Kieme an sich ist keine Neuerwerbung, da eine unvollkommene Filtrationswirkung schon bei den Formen zu erkennen ist, bei denen im Kiemenraum nur ein Reinigungsvorgang stattfindet. Gegenüber der ersten Filtrationsstufe des Mantelschleimfilters stellt die Filtration mittels der Kieme das phylogenetisch ältere Prinzip dar. Die weitere Entwicklung bei den Calyptraeiden hat beim Kiemenfilter zu der besonderen Form der Filtration mittels eines sehr feinen und dichten Schleimgewebes auf der Ventralseite der Kieme geführt, das das eigentliche Filter darstellt, und für das die Kieme nur Transport- und Stützorgan ist. Die Einschaltung der Kieme in den Filtrationsvorgang hängt mit der Trennung

des Kiemenraumes in einen In- und Egestionsraum zusammen, womit eine Formänderung der Kieme verbunden ist, wie YONGE (1938, 1947) gezeigt hat. Die Calyptraeiden sind allem Anschein nach die Gruppe, bei der die stärkste Formveränderung erfolgt ist (vgl. WERNER 1953).

Mit der Herausbildung der langgestreckten Stabform der Filamente ist eine Verkleinerung ihrer Seitenflächen und damit eine Verringerung der Zahl der Drüsenzellen an den Filamenten selbst verbunden. So erklärt sich die Entstehung eines besonderen schleimliefernden Organs für das Kiemenschleimfilter, des Endostyls.

Auch der Endostyl scheint eine Neubildung zu sein, die von den anderen Mantelorganen nicht direkt abgeleitet werden kann. Insbesondere besteht kein Zusammenhang mit der Hypobranchialdrüse. Ein Endostyl wurde bislang für die Calyptraeiden (ORTON 1914), *Turritella communis* (GRAHAM 1938), ferner für *Struthiolaria papulosa* und *Stephopoma roseum* (MORTON 1950, 1951 a, b) beschrieben; doch liegt bislang keine sehr eingehende Untersuchung für dieses Organ vor. Nach den morphologischen und histologischen Daten MORTONS ist der Endostyl bei *Struthiolaria* und *Stephopoma* eine einfache Drüsenleiste, deren Bauelemente, Drüsen- und Wimperzellen, sich zellphysiologisch nicht wesentlich von denen bei *Calyptraea* und *Crepidula* unterscheiden. Im Gegensatz zu diesen aber lassen sie keine besondere Anordnung erkennen, so daß MORTON (1951 b, pag. 25) für *Stephopoma* eigens hervorhebt, daß Drüsen- und Wimperzellen des Endostyls keine getrennten Komplexe bilden. Die Lagebeziehung zur Kiemenvene ist die gleiche; auch bei *Struthiolaria* und *Stephopoma* liegt der Endostyl in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft. Eine vergleichende Untersuchung über den Bau des Endostyls bei den anderen Formen erscheint wünschenswert; es ist von großem Interesse festzustellen, ob der Endostyl tatsächlich nur bei den Calyptraeiden den komplizierten Bau aufweist, den nur eine eingehende Untersuchung seiner Oberflächenstruktur zusammen mit der systematischen Prüfung von Quer- und Längsschnittserien aufdecken konnte. Auf Grund des übereinstimmenden Baues der Mantelfilterdrüse und des Endostyls wurde es dann erst möglich, die Funktion des letzteren zu deuten.

Die Änderung der Funktion der Kieme, die durch die Einschaltung in den Filtrationsprozeß erfolgt ist und sich morphologisch in der Form- und Größenveränderung ausdrückt, hat zu der Vermutung geführt, daß die eigentliche Aufgabe der Kieme, der Gasaustausch, hinter der anderen zurücktritt (ORTON 1914). Der Gasaustausch soll sich bei den Calyptraeiden besonders im Bereich des feinhäutigen und mit vielen Blutlakunen durchsetzten Mantels vollziehen. Auf diese Frage kann hier nicht näher eingegangen werden, da sie der experimentellen Prüfung bedarf. Indessen sei darauf hingewiesen, daß die Ausbildung des Blutgefäßsystems mit einer großen Kiemenvene an der Kiemenbasis und einer sich deutlich in die Kieme aufzweigende Kiemenarterie dafür spricht, daß auch bei den Calyptraeiden der Gasaustausch überwiegend in den Kiemensfilamenten stattfindet. Darauf weist schließlich auch hin, daß die Filamente in ganzer Länge von Blutbahnen durchzogen sind, durch die das Blut ständig zirkuliert. Man kann die Blutzirkulation durch die sehr durchscheinenden und dünnen Wände der Filamente an der Bewegung der weißlichen Amöbocyten unmittelbar verfolgen.

3. Allen Prosobranchiern gemeinsam ist die Verwendung von Schleim als Grundstoff für die Filtrationseinrichtungen, worauf schon YONGE (1935) aufmerksam gemacht hat. Dabei handelt es sich nicht um stationäre Einrichtungen; sie werden meist nicht am Ort ihrer Entstehung wirksam, sondern an anderen Stellen, wohin sie durch Wimperströme transportiert werden, und auf dem Transportweg selbst. Schleim- und Wimperzellen sind die Bauelemente der Organe, die die Schleimfilter produzieren, transportieren und sammeln. Mit einfachen Mitteln werden also recht komplizierte Leistungen vollbracht, wie

es für die Arbeitsweise der Filterdrüse bei der Entstehung des Mantelschleimfilters bis in die Einzelphasen geprüft werden konnte.

Der amerikanische Forscher MACGINNIE hat das besondere Verdienst, in der neueren Literatur auf die große Bedeutung des Schleims für den Nahrungserwerb in ganz verschiedenen Gruppen von Wasserstromfiltrierern (Polychäten, Echiuriden, Lamellibranchiern, Tunicaten) hingewiesen zu haben (MACGINNIE 1937, 1939 a, b, 1941, 1945). Insbesondere hat er für die Lamellibranchier und Ascidien klar herausgestellt, daß der Wasserstrom nicht durch die Kieme als solche, sondern durch ein über die Kieme transportiertes Schleimgewebe filtriert wird. Zu dem gleichen Ergebnis waren FOL (1876) und FEDELE (1933) für die anderen Gruppen der Tunicaten, die Copelata und Thaliacea gekommen (vgl. HUUS 1933, HAGMEIER 1951). Es ist überraschend zu sehen, in wie übereinstimmender Weise die Filtrationsmechanismen dem gleichen Prinzip und den gleichen morphologischen und anatomisch-histologischen Bauplänen folgen, die im einzelnen erst durch ihre Funktion verständlich werden.

Auf die besonderen Eigenschaften des Schleims, der Grundsubstanz für die Filtereinrichtungen, kann hier nicht näher eingegangen werden. Es sei nur erwähnt, daß er durch YONGE (1935, pag. 342) in folgender Weise charakterisiert wird: „Mucus is an amphoteric protein the viscosity of which alters with the hydrogen ion concentration of the medium.“ Die Änderung der Viskosität ist also von der pH des Mediums abhängig und ist reversibel. Das ist deswegen von Bedeutung, weil der Schleim beim Filtrationsvorgang nicht verlorengeht, sondern zusammen mit dem Filtrerrückstand wieder in den Organismus aufgenommen wird, wobei die Nahrungsbestandteile vollständig in Schleim eingehüllt sind. Die Änderung der Viskosität ist allem Anschein nach notwendig, damit er im Magen und Darm die Verdauung der Partikel nicht behindert. Darauf weisen vor allem die Unterschiede in der pH hin, die nach YONGE (1925) in den verschiedenen Abschnitten des Verdauungstraktus bestehen.

Das Vorkommen von verschiedenen Arten von Schleimdrüsenzellen, die sich durch ihre Farbreaktion und zum Teil auch durch ihre Form und ihren Inhalt unterscheiden (mukoide und muköse Drüsenzellen) läßt vermuten, daß bei den Prosobranchiern verschiedene Sekrete gebildet werden (vgl. THIELE 1897). Nach den eigenen Untersuchungen wurden bislang in der Mantelfilterdrüse und in der Kiemenfilterdrüse nur die Drüsen des mukösen Typs gefunden, die sich bei Verwendung von Delafields Haematoxylin rot färbten. Diese Angabe bedarf noch der Bestätigung durch Prüfung der Farbreaktion für den muköiden Zelltyp.

Da der Schleim unsichtbar ist, gelingt es auch nicht, die Struktur der Filtergewebe direkt sichtbar zu machen. Es wurde erwähnt, daß es nur in seltenen Fällen und nur bei dem relativ groben Mantelschleimfilter gelang, die einzelnen Fäden selbst zu sehen. Das einzige Hilfsmittel stellt bislang der Suspensionsversuch dar, der aber zu grob ist, um die Beschaffenheit feinerer Gewebe sichtbar zu machen. Hier können sehr wahrscheinlich optische Hilfsmittel, wie Dunkelfeld- und Phasenkontrastverfahren, weiterhelfen, wie nach einigen vorläufigen Untersuchungen anzunehmen ist.

Über die Vorgänge der Ausscheidung des Schleimsekrets aus der einzelnen Drüsenzelle ist nur wenig bekannt. Allgemeine Angaben finden sich bei BERNARD (1890). Spezielle Beobachtungen liegen m. W. nur in der Arbeit von SOKÓLSKA (1931) vor, der sich mit der Schleimsekretion bei den Tunicaten beschäftigt und gesehen hat, daß bei den Ascidien das Sekret von den Zellen des Endostyls in Form von feinen Kügelchen und Fäden ausgeschieden wird.

### G. Der Nahrungserwerb als physiologisches und ökologisches Problem

Die gestellte Aufgabe und der Versuch, sie zu lösen, bedingen, daß in diesem Beitrag die mechanische Seite des Problems in den Vordergrund gestellt wurde. Auf der Grundlage der Kenntnis der mechanischen Vorgänge kann dann weiter der physiologischen und ökologischen Fragestellung nachgegangen werden. Im folgenden soll kurz auf einige Fragen hingewiesen werden, die sich aus den Untersuchungen unmittelbar ergeben.

1. Die Calyptraeiden verfügen über zwei räumlich getrennte Filtrationsstufen, die unabhängig voneinander arbeiten, wenn man nur den äußeren Ablauf betrachtet. Beide haben die gemeinsame Aufgabe der Filtration des einen Wasserstromes und können in der normalen Weise nur in Funktion treten, wenn das Tier an einem Ansatzkörper angeheftet ist (ORTON 1912 b). Es erhebt sich die Frage: Kann der Organismus frei über sie verfügen, oder genauer, kann er a) die Filtration, d. h. beide Filtrationsstufen vollständig abschalten, wenn er sie nicht benötigt, b) nach Bedarf die eine oder andere Stufe ein- oder ausschalten? Nach allen Beobachtungen ist beides nicht der Fall; vielmehr ist die Wasserstromerzeugung mit der Filtration und sind beide Filtrationsstufen untereinander koordiniert. Die hydromotorische Tätigkeit der Kieme und die Filtrationsvorgänge sind also gekoppelt; das macht den Nahrungserwerb zu einem automatisch ablaufenden Vorgang (vgl. YONGE 1935).

Auffällig ist die Parallelität der Koordinierung der beschriebenen Vorgänge mit der Verschmelzung der nervösen Versorgungsbahnen der dazugehörigen Organe (s. o. S. 274 f.). Die Leitungsbahnen, die sowohl die Kieme wie auch die Bildungs-, Transport- und Sammelorgane beider Filtrationsstufen versorgen, laufen nicht erst im Ganglienkomplex zusammen, sondern bereits in der Nähe der Organe durch die periphere Anastomose zwischen linkem Mantelnerven und Kiemennerven. Ob die Anastomose tatsächlich eine funktionelle Bedeutung hat, bedarf der Untersuchung durch Experimente. Dabei wäre gleichzeitig die experimentelle Prüfung der Frage in Angriff zu nehmen, ob das Osphradium die von HULBERT und YONGE (1937) vermutete Aufgabe hat, den Suspensionsgehalt des Wasserstroms zu prüfen, wonach es also das reizaufnehmende Organ für die Regulierung der Filtrationsvorgänge wäre. Daß der zum Osphradialganglion führende Nervenstrang vom vorderen Kiemennerven abzweigt, der in der Anastomose mit dem Mantelnerven verschmolzen ist, ist für die Prüfung dieser Frage bemerkenswert.

Aber selbst wenn das Osphradium nicht diese Funktion hat, so bedarf doch die allgemeine Frage der Untersuchung, ob die Intensität des Filtrationsvorganges, d. h. die Menge der abgeschiedenen Schleimstoffe und die Geschwindigkeit der Bildung der beiden Filter, ihres Transportes und der Sammelvorgänge von der Suspensionsdichte abhängen. Es sei erwähnt, daß nach MACGINNIE (1939b) bei den Ascidien die Intensität der Schleimausscheidung mit der Suspensionsdichte wechselt, und daß der Wasserstrom zirkulieren kann, ohne daß notwendig der Filtrationsvorgang ablaufen muß. Wenn auch bei den Calyptraeiden keine Beobachtungen vorliegen, die die letztere Angabe bestätigen können, so ist doch durch weitere Untersuchungen zu prüfen, ob hier ein Unterschied gegenüber den Ascidien vorliegt.

Die Verwendung des Schleimes bei den Filtrationsvorgängen hat noch

die Bedeutung für die Wasserstromfiltrierer, daß sie praktisch nur Nahrungskörper aufnehmen, die in ihren Geschmacksqualitäten durch den Schleim schon in bestimmter Weise „getönt“ sind. Es handelt sich also bei der Nahrungsaufnahme auch um ein sinnesphysiologisches Problem, das im einzelnen noch seiner Klärung harret. Auf die bisherigen Beobachtungen bei den Calyptraeiden, daß sie bei der Aufnahme des in der Futtertasche und in der Futterrinne angesammelten Materials ein ganz ausgesprochenes Auswahlvermögen haben, wurde bereits hingewiesen.

2. Bei den Filtrierern unter den Prosobranchiern steht der Übergang zu dieser spezialisierten Nahrungsaufnahme im Zusammenhang mit der Änderung der Beweglichkeit, die zu einer mehr oder weniger festsitzenden Lebensweise geführt hat. Beispiele dafür hat YONGE (1938) in seiner „Evolution of ciliary feeding in the Prosobranchia“ gegeben. Die Calyptraeiden sind in ihrer Jugend frei beweglich und gehen erst mit fortschreitendem Wachstum und der Umwandlung der Geschlechtsphase zur festsitzenden Lebensweise über. Innerhalb der verschiedenen Gattungen und Arten finden sich dabei Unterschiede im Grad der Sessilität.

Der Lebensraum, das Litoral bzw. die Gezeitenzone, in der das Wasser meist stark bewegt und oft durch aufgewirbelte Sedimente getrübt ist, bringt es mit sich, daß mit den brauchbaren stets auch sehr viele unbrauchbare Stoffe aufgenommen werden. Darauf ist es wohl zurückzuführen, daß der Nahrungsbedarf sehr hoch ist, was wiederum in einer hohen Produktion von echten Faeces wie auch von Pseudofaeces in Erscheinung tritt. Die als Nahrung unbrauchbaren Sedimente werden so durch die Lebenstätigkeit der Tiere zusammengeballt und kommen schneller zum Absinken. Wo also Calyptraeiden in größeren Mengen auftreten, können sie in der gleichen Weise, wie es z. B. für die große Gruppe der Lamellibranchier ganz besonders gilt, für die Sedimentierungsvorgänge bedeutungsvoll werden.

Der Nachteil, den andererseits die festsitzende Lebensweise in dieser Hinsicht mit sich bringen kann, wird allem Anschein nach durch die Erzeugung eines kräftigen Wasserstromes und die hohe Filtrationsleistung ausgeglichen; das hat schon ORTON (1912 b) mitgeteilt und wird durch folgende Beobachtung an *Crepidula fornicata* bestätigt. Im nordfriesischen Wattenmeer wurden in den letzten Jahren in unmittelbarer Nähe des Strandes, manchmal dicht an der Hochwasserlinie mehrfach kleine Sandtrichter gefunden, die sich durch Größe und Form von allen bekannten, durch Wattorganismen verursachten Trichterbildungen unterschieden. Die Trichter erreichten einen oberen Durchmesser von ca. 10 cm und eine Tiefe von ca. 5 cm. Bei näherem Zusehen wurden am Grunde solcher Sandtrichter stets Ketten von Pantoffelschnecken gefunden. Damit war die Entstehungsursache der Trichter geklärt: sie werden durch den Atemwasserstrom gebildet und erhalten, mit dem sich die Tiere vor der Versandung schützen. Da in einer Kette die Tiere durchweg in der Weise aufeinandersitzen, daß bei unteren und oberen Tieren Ein- und Ausströmungsöffnungen auf der gleichen Seite liegen, summieren sich die Wasserströme aller Tiere einer Kette in ihrer Wirkung, was zweifellos einen verstärkten Schutz gegen die Übersandung bedeutet<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Wie mir Herr Prof. ANKEL, Gießen, mitteilte, hat er im Sommer 1952 die von *Crepidula* verursachten Trichterbildungen im Königshafenwatt bei List a. Sylt ebenfalls beobachtet.

Auf den zu hoher Vollkommenheit entwickelten Filtrationsmechanismus ist daher wenigstens auch zum Teil die große ökologische Valenz zurückzuführen, die gerade *Crepidula fornicata* auszeichnet. Diese findet vor allem in der Erscheinung der Massenentwicklung ihren Ausdruck, die bei dieser Art mehrfach beobachtet wurde, wenn sie in neue Gebiete eingeschleppt wurde; weiterhin auch in ihrer Überlegenheit in der Nahrungskonkurrenz über die Auster, für die sie an den Stellen ihres Massenauftretens ein gefährlicher Schädling geworden ist.

### H. Zusammenfassung

1. Zu der marinen Familie Calyptraeidae gehören mehr oder weniger festsitzende Formen, die ihre Nahrung, Plankton und Detritus, durch Filtration des Atemwassers gewinnen.

2. Die Filtration des Wasserstromes erfolgt durch die beiden getrennten Filtrationsstufen des Mantelschleimfilters und des Kiemenschleimfilters, die nach dem Prinzip des endlosen Filterbandes arbeiten.

3. Die erste Filtrationsstufe ist das Mantelschleimfilter; es wird vor dem Eingang zum Kiemenraum ständig von hinten nach vorn durchgezogen und fängt die gröberen, sowie einen Teil der feineren Nahrungspartikel auf.

4. Morphologie, Anatomie, Histologie und Funktion der Bildungs-, Transport- und Sammelorgane werden beschrieben.

5. Das Bildungsorgan ist die Mantelfilterdrüse. Ihre Bauelemente sind Drüsen- und Wimperzellen, die ein einschichtiges Epithel bilden. Die Drüse besteht aus einem vorderen und hinteren Komplex und einem auf der linken Seite keilförmig eingeschobenen dritten Komplex, die sich durch die Anordnung der Bauelemente und die Richtung des Wimperschlagel unterscheiden. Aus der Anordnung und Tätigkeit der Drüsen- und Wimperzellen und den Leistungen der verschiedenen Abschnitte kann die Arbeitsweise der Mantelfilterdrüse bei der Bildung des unsichtbaren Filtergewebes erklärt werden, das aus Quer- und Längsfäden besteht und durch den Suspensionsversuch sichtbar gemacht werden kann.

6. Die Transportorgane sind je ein Wimperstreifen auf der Unterseite der Mantelkante und auf der linken Oberseite des Vorderkörpers. Von diesen Wimperstreifen wird das Mantelschleimfilter auf den Seiten gehalten und nach vorn transportiert.

7. Mit seinem vorderen Abschnitt wird das Mantelschleimfilter ständig in das Sammelorgan, die Futtertasche am vorderen Mantelrand, aufgenommen. Hier werden aus dem Schleimfilter und den aufgefangenen Partikeln größere Nahrungskörper geformt, die anschließend je nach Brauchbarkeit gefressen oder nach draußen ausgestoßen werden.

8. Mantelfilterdrüse und Mantelschleimfilter sind nach den bisherigen Untersuchungen auf die Familie Calyptraeidae beschränkt und als Neubildungen zu bezeichnen, die von anderen Mantelorganen nicht unmittelbar abgeleitet werden können.

9. Die zweite Filtrationsstufe ist das Kiemenschleimfilter im Kiemenraum; es wird als Fließband ununterbrochen auf der Ventralseite der Kieme von ihrer Basis zu ihrem freien Rand befördert und fängt den Rest der feinen Partikel

auf, wenn der Wasserstrom durch die Spalten zwischen den Kiemenfilamenten hindurchtritt.

10. Morphologie, Anatomie, Histologie und Funktion der Bildungs-, Transport- und Sammelorgane werden beschrieben.

11. Das Bildungsorgan ist die Kiemenfilterdrüse oder der Endostyl, eine langgestreckte Drüsenleiste an der ventralen Kiemenbasis. Der Endostyl ist im Prinzip wie die Mantelfilterdrüse gebaut und besteht gleichfalls aus einem vorderen und hinteren Abschnitt, die sich durch die Anordnung der Bauelemente, der Drüsen- und Wimperzellen, und durch die Richtung des Wimperschlagens unterscheiden. Aus dem Suspensionsversuch geht hervor, daß das Kiemenschleimfilter ebenfalls ein Gewebe ist. Da die Arbeitsweise des Endostyls bei der Herstellung dieses Gewebes der Beobachtung nicht in allen Einzelphasen zugänglich ist, muß aus dem übereinstimmenden Aufbau der Mantelfilterdrüse und des Endostyls auf die gleiche Arbeitsweise geschlossen werden. Daher ist anzunehmen, daß auch das Kiemenschleimfilter aus Quer- und Längsfäden besteht.

12. Die Bauelemente des Endostyls, besonders seines vorderen Komplexes, sind wesentlich feiner als die der Mantelfilterdrüse. Das entspricht seiner Aufgabe, das sehr viel feinere Kiemenschleimfilter zu erzeugen. Es wird versucht, Mantel- und Kiemenschleimfilter auf ihre Dichte zu vergleichen, wofür als Maß die Abstände der Längsfäden gewählt wird. Da der Abstand nicht bei beiden Filtern direkt gemessen werden kann, werden die Abstände der Bildungselemente an der Mantelfilterdrüse und am Endostyl verglichen. Danach hat das Kiemenschleimfilter hinsichtlich der Abstände der Längsfäden die fünf- bis zehnfache Dichte des Mantelschleimfilters.

13. Die Entstehung des Endostyls als eines besonderen Organs, das den meisten Prosobranchiern fehlt und nur bei wenigen Wasserstromfiltrierern vorkommt, erklärt sich aus seiner besonderen Aufgabe. Durch die Formveränderung der Kieme, deren langgestreckte Filamente sehr schmal und stabförmig sind, ist nämlich der für die Drüsenzellen an den Filamenten zur Verfügung stehende Raum relativ sehr verkleinert; dementsprechend ist die Zahl der Drüsenzellen an den Filamenten verringert, wenn auch keine vollständige Reduktion eingetreten ist.

14. Die Aufgabe der Kieme besteht in der Erzeugung des Wasserstromes und damit im Heranschaffen der Nahrungspartikel. Gleichzeitig hat sie eine Transport- und Stützfunktion für das Kiemenschleimfilter auf ihrer Ventralseite. Der Kiemenrand ist durch die Erzeugung einer Rotationsbewegung am Sammelvorgang beteiligt, der Aufrollung des Kiemenschleimfilters zur Futterwurst. Auf der Dorsalseite der Kiemenfilamente werden von schmalen Wimpersäumen feine Schleimfäden transportiert, die die sehr feinen Partikel auffangen können, die eventuell das Kiemenschleimfilter passiert haben. Die dorsalen Schleimfäden werden am Kiemenrand auf die Ventralseite herumgeführt und in die Futterwurst eingefügt.

15. Die Futterrinne ist in ihrem hinteren Teil auf dem Boden des im Eingeweesack liegenden Kiemenraumabschnittes ein schmaler Epithelstreifen, der als Förderband durch den gerichteten Wimperschlag das vom Kiemenrand eingerollte Kiemenschleimfilter nach vorn schafft. In ihrem vorderen Teil nimmt die Futterrinne auf dem rechten Nackenlappen die Form einer Rinne an. Hier wirkt sie bei der Aufrollung des Kiemenschleimfilters zur Futterwurst mit und befördert sie nach vorn zum Mund.

16. Die Aufgabe der Hypobranchialdrüse wird besprochen. Ihr Ausbildungsgrad steht im umgekehrten Verhältnis zur Vollkommenheit des Filtrationsapparates.

17. Die Wasserstromerzeugung und die Filtrationsvorgänge sind gekoppelt; das macht den Nahrungserwerb zu einem mechanischen, automatisch ablaufenden Vorgang. Bei der Aufnahme der Nahrungskörper in den Mund zeigen die Tiere ein ausgeprägtes Auswahlvermögen.

18. Durch die Erzeugung des starken Wasserstromes können sich die Tiere vor der Gefahr der Übersandung schützen, die für sie in der Nähe des Strandes besteht. So erklärt sich die Entstehung von Trichterbildungen im Sandwatt, an deren Grund Ketten von *Crepidula fornicata* gefunden wurden.

### Literatur

- Ankel, W. E., 1936. Prosobranchia. Grimpe-Wagler, Tierwelt der Nord- und Ostsee, IX b, 1.  
 — 1938. Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1938.  
 Bernard, F., 1890. Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sci. nat., Ser. 7, Zool. 9.  
 Boettger, C. R., 1930. Studien zur Physiologie der Nahrungsaufnahme festgewachsener Schnecken. Die Ernährung der Wurmschnecke *Uermetus*. Biol. Zbl., 50.  
 Bütschli, O., 1934. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 6. Lief. Atemorgane. Berlin.  
 Coe, W. R., 1947. Biology of *Crepidula williamsi*, a new species of prosobranch gastropod from the pacific coast. J. Morph. 81.  
 — 1948. Nutrition and Sexuality in protandric gastropods of the genus *Crepidula*. Biol. Bull. 94.  
 Dodgson, R. W., 1928. Report on mussel purification. Ministry of Agricult. and Fish. Fishery Investigations, Ser. I, 10.  
 Fedele, M., 1933. Sulla nutrizione degli animali pelagici. III. Recherche sui Salpidae. Boll. Soc. Nat. Napoli, 45.  
 Foi, H., 1876. Über die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten. Morph. Jahrb. 1.  
 Fisher, W. K. u. MacGinitie, G. E., 1928. The natural history of an echiuroid worm. Ann. Mag. Nat. Hist. 1.  
 Graham, A., 1938. On a ciliary process of food-collecting in the gastropod *Turritella communis* Risso. Proc. Zool. Soc. London. A, 108.  
 Hagmeier, A., 1930. Die Züchtung verschiedener wirbelloser Meerestiere. Abderhalden, Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. 9, Teil 5.  
 Hagmeier, A. u. Künne, C., 1950—1951. Die Nahrung der Meerestiere. Handb. d. Seefischerei Nordeuropas, I, 5 a, 5 b.  
 Haller, B., 1892. Die Morphologie der Prosobranchier. Morph. Jahrb. 18.  
 Hirsch, G. C., 1944. Daten zum Arbeitsrhythmus der Drüsenzellen und Drüsen. Tabulae Biologicae 21.  
 Hulbert, G. C. E. B. u. Yonge, C. M., 1937. A possible function of the osphradium in the Gastropoda. Nature 139.  
 Huus, J., Lohmann, H. u. Neumann, J., 1933. Tunicata-Manteltiere. Kükenthal, Handb. d. Zool. 5.  
 Jørgensen, C. B., 1951. Rates of feeding and oxygen uptake in some filter feeding marine invertebrates. Biol. Bull. 101.  
 Kleinstüber, H., 1913. Die Anatomie von *Trochita*, *Calyptrea* und *Janacus*. Zool. Jahrb. Suppl. 13.  
 MacGinitie, G. E., 1937. The use of mucus by marine plankton feeders. Science 86.  
 — 1939 a. The method of feeding of *Chaetopterus*. Biol. Bull. 77.  
 — 1939 b. The method of feeding of the Tunicates. Ibid. 77.  
 — 1941. On the method of feeding of four pelecypods, Ibid. 80.  
 — 1945. The size of mesh openings in mucous feeding nets of marine animals. Biol. Bull. 88.

- and MacGinitie, N., 1949. Natural History of marine animals. New York, London, Toronto.
- Moritz, C. E., 1938. The anatomy of the Gasteropod *Crepidula adunca*. Sowerby. Univ. California Publ. Zool. 43, No. 5.
- Morton, J. E., 1950. Feeding mechanisms in the Vermetidae (order Mesogastropoda). Nature, 165.
- 1951a. The ecology and digestive system of the Struthiolariidae (Gastropoda). Quart. J. Micr. Sci. 92.
- 1951b. The structure and adaptations of the New Zealand Vermetidae. I—III. Trans. and Proc. Roy. Soc. New Zealand 79.
- Orton, J. H., 1909. Protandric hermaphroditism in the mollusc *Crepidula fornicata*. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, 81.
- 1912a. An account of the natural history of the slipperlimpet (*Crepidula fornicata*). J. Mar. Biol. Ass. Plym. 9.
- 1912b. The mode of feeding of *Crepidula*, with an account of the current-producing mechanism in the mantle cavity, and some remarks on the mode of feeding in Gastropods and Lamellibranchs. Ibid. 9.
- 1914. On ciliary mechanism in Brachiopods and some Polychaetes, with a comparison of the ciliary mechanisms of the gills of Molluscs, Protochordata, Brachiopods and Cryptocéphalous Polychaetes, and an account of the endostyle of *Crepidula* and its allies. Ibid. 10.
- 1922. Occurrence of a crystalline style in the American slipper limpet (*Crepidula fornicata*) and its allies. Nature 110.
- Plate, L., 1894. Mitteilungen über zoologische Studien an der chilenischen Küste. IX. Über *Crepidula adolphei* Less. und *Crucibulum ferrugineum* Reeve. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin.
- Romeis, B., 1943. Taschenbuch der mikroskopischen Technik. München und Berlin, 14. Aufl.
- Schäfer, H., 1952. Ein Beitrag zur Ernährungsbiologie von *Bithynia tentaculata* L. (Gastropoda Prosobranchia) Zool. Anz. 148.
- Scheidig, K., 1913. Zur Anatomie von *Crucibulum ferrugineum*. Zool. Jahrb. Suppl. 13.
- Simroth, H., 1896—1907. Gastropoda prosobranchia. Bronns Kl. u. O. d. Tierreichs, 3, 2.
- Sokólska, J., 1931. Contributions a l'histologie de l'endostyle des Ascidies. Fol. Morph. 3.
- Sowerby, G. B., 1887. Monograph of the Family Calyptraeidae. Thesaurus Conchyliorum, London 1887.
- Starmühlner, F., 1949. Eine Schnecke wird seßhaft. Natur und Technik 3. Wien.
- Thiele, J., 1897. Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. III. Über Hautdrüsen und ihre Derivate. Zeitschr. wiss. Zool. 62.
- 1925. Prosobranchia. Kükenthal, Handb. d. Zool. 5.
- 1931. Handbuch der systematischen Weichtierkunde, Jena.
- Weise, W., 1926. Das Nervensystem von *Calyptraea sinensis* L. und *Aporrhais pes pelecani* Lam. Zeitschr. wiss. Zool. 128.
- Werner, B., 1948. Die amerikanische Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* L. im Nordfriesischen Wattenmeer. Zool. Jahrb. (Systematik) 77.
- 1951. Über die Bedeutung der Wasserstromerzeugung und Wasserstromfiltration für die Nahrungsaufnahme der ortsgebundenen Meeresschnecke *Crepidula fornicata* L. (Gastropoda Prosobranchia). Zool. Anz. 146.
- 1953. Ausbildungsstufen der Filtrationsmechanismen bei filtrierenden Prosobranchiern. Verh. Dtsch. Zool. 1952.
- u. Grell, K. G., 1950. Die amerikanische Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* L. Eine Anleitung zur Präparation. Jena.
- Yonge, C. M., 1925. The hydrogen ion concentration in the gut of certain Lamellibranchs and Gastropods. J. Mar. Biol. Ass. 13.
- 1935. On some aspects of digestion in ciliary feeding animals. Ibid. 20.
- 1938. Evolution of ciliary feeding in the Prosobranchia, with an account of feeding in *Capulus ungaricus*. Ibid. 22.
- 1946. On the habits of *Turritella communis* Risso. Ibid. 26.
- 1947. The pallial organs in the aspidobranch Gastropoda and their evolution throughout the Mollusca. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B. 232.
- u. Iles, E. J., 1939. On the mantle cavity, pedal gland, and evolution of mucous feeding in the Vermetidae. Ann. Mag. Nat. Hist. 3.