

(Arbeiten der biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft im Zoologischen
Institut der Deutschen Universität in Prag.)

BAU UND FUNKTION DES SOG. „HAFTORGANS“
BEI MARINEN CLADOCEREN.

(VERSUCH EINER ANALYSE MIT HILFE VITALER ELEKTIVFÄRBUNG.)

Von

EMIL DEJDAR

(Prag).

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 2. November 1930.)

I.

Während eines Aufenthaltes an der *Station Zoologique Russe* in *Villefranche-sur-Mer* hatte ich Gelegenheit, *Evadne spinifera* (KRÖYER), *Evadne nordmanni* (LOV.) und *Podon spec.* in großer Menge zu untersuchen. Ein eingehendes Studium dieser Objekte war mir schon deshalb erwünscht, weil ich gelegentlich meiner Untersuchungen über die Korrelationen zwischen Kiemensäckchen und Nackenschild bei Phyllopoden (DEJDAR 1930) nur eine Salzwasserform (*Artemia salina*) zur Verfügung hatte. Nun sind aber gerade *Evadne* und *Podon* zwei marine Planktonformen, von welchen über das Nackenschild nur wenige Untersuchungen vorliegen, die insbesondere bezüglich der Funktion dieses Organs einer Nachprüfung bedürfen.

Ebenso wie bei vielen Süßwasserphyllopoden treten auch bei *Evadne* und *Podon* auf der Dorsalseite des Kopfes oder Nackens auffallende Zellkomplexe hervor, die schon von den ältesten Beobachtern untersucht und immer als sogenannte „Haftorgane“ angesprochen wurden.

LOVÉN (1838), der erste Monograph der Gattung *Evadne* beschreibt bei diesen Arten das Haftorgan als einen relativ großen, runden, an einem ringförmigen Eindrücke in der Schale befestigten Muskel, dessen Fasern strahlenförmig von einem gemeinsamen Mittelpunkt aus verlaufen und der einen Teil der gewöhnlichen Hautmuskelschicht darstellen soll. Der feinere Bau sowie eine etwaige Funktion dieses Organs werden von dem Autor nicht weiter berücksichtigt.

LEUCKART (1859) erwähnt in seiner Studie „Über das Vorkommen eines saugnapfartigen Haftapparates bei Daphniaden und verwandten Krebsen“ das Haftorgan von *Podon* als einen unverkennbaren, großen

runden Saugnapf, den das Tier „in einiger Entfernung vor dem vorderen Ende der Schale auf dem Rücken trägt“. Er sagt dann weiter: „Derselbe erschien als eine tellerförmige Grube mit aufgewulstetem Rande und einer deutlichen Muskulatur, Ringfasern in der Peripherie und radiär verlaufende Fasern in der Mitte. Wenn der Bau des Gebildes noch Zweifel über die Funktion gelassen hätte, so mußten diese schwinden, *als ich unser Tierchen mit Hilfe des betreffenden Apparates sich an der Wand des Glases befestigen sah.*“

LILLJEBORG¹ nimmt das Haftorgan von *Evadne* und *Polyphemus* als „Organum secretionis“ in Anspruch, ohne jedoch diese Annahme durch nähere histologische Untersuchungen zu stützen.

CLAUS (1876) schließt sich hinsichtlich der Frage über Bau und Funktion des Haftorganes bei *Evadne* der Ansicht LEUCKARTS an, erwähnt jedoch, daß an dem Aufbau des Organs nur ein *radiäres*, nicht aber ein *zirkuläres* Fasersystem beteiligt sei.

Ein Jahr später (CLAUS 1877) veröffentlicht derselbe Autor eine ausführliche Studie über die Organisation der Polyphemiden, in welcher er besonders eingehend über Bau und Funktion des Haftorgans bei *Evadne* berichtet. Er stellt zunächst fest, daß die fibrillären Streifen mit Muskelfasern nichts zu tun haben, sondern zähe, plasmatische Fäden darstellen, die in großen, ringförmig angeordneten Drüsenzellen eingebettet liegen. CLAUS sagt weiter: „Daß es sich in der Tat um einen Kreis von großen Drüsenzellen handelt, erkennt man bei längerer Beobachtung des absterbenden Tieres und noch bestimmter auf Zusatz von Essigsäure, durch welche einige wenige Kerne deutlich werden. Die ganze Bildung löst sich allmählich in große Zellen mit zähem, streifigem Protoplasma auf, welches an dem oberen, der Cuticula aufliegenden Teile der Zelle einem mehr gleichmäßigen und homogenen Protoplasma weicht.“ Auch über die Zahl und Gruppierung dieser Zellen macht CLAUS genaue Angaben und sieht sich weiters durch die Beobachtung einer Ansammlung kleiner Tröpfchen im Körper oberhalb der Cuticula veranlaßt, dem Organ eine *sekretorische* Bedeutung beizulegen. Bezüglich des Aufbaues des Haftorganes stellt dieser Autor folgendes fest: „Es sind fast regelmäßig zehn große, kegelförmige Zellen, von denen zwei zentral, die übrigen peripherisch innerhalb des bekannten, doppelt konturierten Cuticularringes liegen, welchen der innere Kreis der vermeintlichen Saugscheibe entsprechen würde. Die verschmälerten, ein mehr homogenes Protoplasma haltigen Spitzen sind sämtlich nach der Cuticularplatte gewendet, aus welcher, ähnlich wie aus dem Wabenhäuschen der Biene, das Sekret der unterliegenden Zellen hervortritt. Selbst nach Entfernung der Zellen, deren Zahl und Lage durch die Beobachtung von Embryonen bestätigt

¹ Zitiert nach CLAUS (1877).

wird, findet man in einem mehr oder minder hervortretenden polygonalen Netze an der Innenseite des Cuticularplättchens die Grenzen der Drüsenzellen erhalten.“

ORTMANN (1866—79) referiert in der ersten monographischen Bearbeitung der Crustaceen in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches den damaligen Stand der Kenntnisse und findet ebenfalls, daß das Haftorgan von *Evadne* und *Podon* diese Formen befähigt, „sich mittels desselben an der Oberfläche eines beliebigen Körpers vor Anker zu legen“.

Die auf diese Arbeiten folgenden Untersuchungen und Zusammenfassungen bringen hinsichtlich des Baues und der Funktion des Haftorganes bei *Evadne* und *Podon* keine nennenswerten neuen Aufschlüsse.

Erst im Jahre 1925 haben GICKLHORN u. KELLER (1925) die Frage nach der Funktion der Nacken- bzw. Haftorgane bei *Daphnia magna*, *Polyphemus* und *Leptodora* mit Hilfe elektiver Vitalfärbung untersucht und festgestellt, daß bei den erwähnten Formen eine innige Beziehung besteht zwischen Kiemensäckchen und Nackenorgan. „Danach ist das Nackenorgan von *Daphnia* ebenso wie der Kopfschild von *Leptodora*, *Polyphemus* und *Bythotrephes* ein Respirationsorgan, das diese Funktion vikariierend an Stelle der noch nicht funktionierenden (*Daphnia*) oder überhaupt und dauernd fehlenden Epipoditkiemen ausübt.“

Bei *Podon* und *Evadne* wird jedoch auch von diesen Autoren in Anlehnung an frühere Beobachter der in Rede stehende Zellkomplex weiterhin als *Haftorgan* angesprochen.

Aus dieser knappen Literaturübersicht ergibt sich also, daß für das Nackenorgan von *Evadne* und *Podon* bis jetzt folgende Deutungen vorliegen:

1. Funktion als Muskel ohne spezielle Angaben (LOVÉN 1838).
2. Funktion als muskulöser Saugnapf (LEUCKART 1858).
3. Funktion als Haftorgan (CLAUS 1876, ORTMANN 1866—79, GICKLHORN u. KELLER 1925).
4. Funktion als Haftorgan auf sekretorischer Grundlage (CLAUS 1877, LILLJEBORG).

II.

Auf Grund der bisherigen Literaturangaben (LOVÉN, LEUCKART, LILLJEBORG, CLAUS, ORTMANN, GICKLHORN u. KELLER) habe ich bei meinem Versuchsmaterial eigens nach einem „Sichanheften“ an irgendwelche Unterlagen wie Pflanzenteile, Wände des Aquariums usw., mit Hilfe des Haftorgans gesucht, jedoch niemals etwas derartiges beobachtet, so daß von einer ähnlichen Funktion des erwähnten Zellkomplexes wohl keine Rede sein kann.

Es ist mir unverständlich, wie die positiven Angaben früherer Autoren zustande kamen. Da die diesbezüglichen Notizen immer recht kurz ge-

halten sind und die näheren Umstände, unter welchen ein wirkliches Festhaften stattgefunden haben soll, nirgends angegeben sind, ist eine Überprüfung dieser Befunde natürlich kaum möglich.

Auch die von CLAUS (1877) behauptete *sekretorische* Funktion des Haftorgans erschien mir wenig plausibel, als sich ergab, daß sowohl der Bau der „Drüsenzellen“, wie auch das Fehlen jeglicher Öffnung in der Cuticula die erwähnte Annahme sehr unwahrscheinlich machte. Außer-

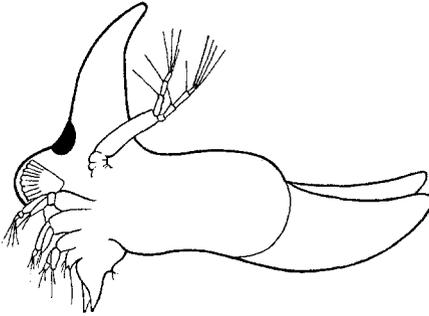


Abb. 1. *Evadne maximovitschi* G. O. SARS (nach SARS aus WAGLER 1927, stark verändert). In vorliegender Abbildung wurde das in eine Mulde versenkte Nackenschild schwarz ausgefüllt.

dem zeigen andere *Evadne*-Arten das ausgebildete „Haftorgan“ *keineswegs frei oder auf einer Wölbung exponiert liegend*, wie man es eigentlich für ein derart funktionierendes Organ erwarten müßte, sondern es wird im Gegenteil von mannigfachen Fortsätzen und Vorwölbungen überragt, so daß es förmlich in einer Mulde gelagert erscheint (vgl. Abb. 1). Damit wird

aber der Zellkomplex für einen Kontakt mit einem größeren Objekt ganz ungeeignet und man wird wohl zugeben müssen, daß diese Tatsachen eine Deutung des Organs als „*Haftorgan*“ von vornherein ausschließen oder zumindest sehr unwahrscheinlich machen.

Nachdem bloß aus der Lage und der äußeren Form des Organs keine verlässlichen Aussagen über dessen Funktion möglich sind, habe ich versucht durch Zuhilfenahme der vitalen Elektivfärbung weitere Aufschlüsse über Bau und Funktion des Organs zu gewinnen.

III.

Da ich auf Grund der Betrachtung des Baues, der Lage, der Größe, der Feinstruktur und der vergleichend-morphologischen Beziehungen den Eindruck gewinnen mußte, daß auch bei *Evadne* das Haftorgan die Funktion eines *respiratorischen* Nackenschildes erfüllt, kamen für die vitalfärberische Darstellung zunächst Farbstoffe und Methoden in Frage, die den Nachweis von *Respirationsepithelien* sowie auch deren weitere Differenzierung, also eine Darstellung der Orte der *oxydativen* und *reduktiven* Phase des Respirationprozesses ermöglichen.

Trotzdem in früheren Abhandlungen (GICKLHORN u. KELLER 1925, DEJDAR 1930) die Herstellung wirksamer Farbstofflösungen und die Methoden elektiver Vitalfärbung ausführlich dargestellt und in den Grenzen ihrer Auswertung behandelt wurden, muß ich hier doch, da marine Ob-

jekte vorliegen, auf die allgemeinen Färbungsbedingungen etwas näher eingehen, weil sich Abweichungen gegenüber den Färbungsbedingungen im Süßwasser geltend machen.

Einer einfachen Anwendung der an Süßwasserobjekten ausgearbeiteten und erprobten Methoden auf marine Organismen setzt das Meerwasser einige Schwierigkeiten entgegen. Es sei zunächst daran erinnert, daß sich die meisten hier in Betracht kommenden Thioninfarbstoffe, wie Methylenblau, Azur und Vitalblau nur in einem sehr beschränkten Maße in Seewasser lösen und auch ein Nachweis der Reduktionsorte mit den gebräuchlichen Schwermetallsalzen, wie Silbernitrat, durch sofortige Umsetzung desselben vereitelt wird. Andererseits ist eine vitale Elektivfärbung mariner Organismen in Süßwasser oder destilliertem Wasser bei der großen Zartheit der meisten hier in Betracht kommenden Tiere undurchführbar.

In zahlreichen Versuchsserien hat sich schließlich folgendes Verfahren als sehr zweckmäßig und erfolgreich erwiesen.

In eine flache, etwa 50 ccm fassende Kristallisierschale wird ein kleiner Tropfen einer starken, frisch bereiteten Lösung von Natriumhydrosulfit ($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$) in destilliertem Wasser gebracht und sodann unter energischem Umschütteln mit einer Pipette tropfenweise die konzentrierte, ebenfalls in destilliertem Wasser hergestellte Farblösung hinzugefügt, und zwar so lange, als die Reduktion *eben noch stattfindet*. Bei den Thioninfarbstoffen ist dies schon beim dritten oder vierten Tropfen erreicht. Sodann gießt man *sofort* in einem Male etwa 50 ccm frisches Seewasser, in das man zweckmäßigerweise schon die zu färbenden Objekte übertragen hat, in die Kristallisierschale mit der reduzierten Farbstofflösung, sorgt durch Umrühren noch für gute Durchmischung und läßt dann das Gefäß ruhig stehen.

Nach ausreichender Übung gelingt es auf diese Weise sehr leicht, vollkommen klare, geruchlose Lösungen der Leukobasen der Farbstoffe zu erzielen, die infolge des nur minimalen Gehaltes an destilliertem Wasser von fast allen Tieren gut vertragen werden. Bei den Thioninfarbstoffen tritt zwar fast momentan eine schwache Reoxydation des Farbstoffes ein, infolge des freien Sauerstoffgehaltes des natürlichen Meerwassers, doch hält sich dieser Prozeß im Hinblick auf die hohe Konzentration der Lösung in verschwindend kleinen Grenzen, so daß er erfahrungsgemäß praktisch überhaupt nicht zur Geltung kommt. Man könnte zwar durch einen geringen Überschuß von Natriumhydrosulfit die teilweise sofortige Reoxydation ganz ausschalten, doch ist es viel vorteilhafter, einen größeren Zusatz des Reduktionsmittels zu vermeiden, um die nachfolgende Oxydation im Körper des Tieres nicht unnötig zu erschweren.

Der weitere Verlauf der Färbung geht genau so wie bei Süßwasserorganismen vor sich. Nach etwa 3—5 Minuten überträgt man die noch

ungefärbt scheinenden Objekte in frisches Meerwasser und kann nun auf dem Objektträger die allmählich stattfindende Oxydation des Farbstoffes verfolgen. Wie bei Süßwasserformen ist auch hier eine Beobachtung der gefärbten Tiere *ohne* Deckglas sehr zu empfehlen.

Wesentlich größere Schwierigkeiten waren bei der Darstellung der *Reduktionsorte* mit Hilfe von Schwermetallsalzen zu überwinden. Da Silbernitrat infolge der im Meerwasser enthaltenen Chloride von vornherein nicht in Frage kam, Kaliumpermanganat auch keine verlässlichen Resultate lieferte, wurden Versuche mit Goldchlorid unternommen. Obwohl dieses durchaus einheitliche Ergebnisse zeigte, gab es doch häufig Bilder, die infolge der geringen Kontrastwirkung nicht befriedigen konnten. Deshalb wurden die Versuche mit Silbernitrat wieder aufgenommen und hierbei hat sich folgendes Verfahren als praktisch sehr brauchbar

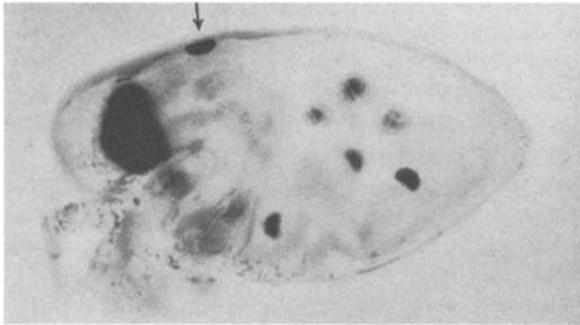


Abb. 2. *Evadne nordmanni* LOVÉN, nach vitaler Elektivfärbung des Nackenschildes. Dieses in vorliegender Abbildung in der Pfeilrichtung liegend. (Die übrigen dunklen Körper sind das Augenpigment der im Brutraum liegenden Embryonen.)

erwiesen. Um die besonders störenden Chloride des Meerwassers auszuschalten und dabei trotzdem nicht zum giftigen Süßwasser greifen zu müssen, werden dem Meerwasser isotone Lösungen von reinem Kalium bzw. Natronsalpeter hergestellt, in denen man die zur Färbung bestimmten Tiere durch ganz kurzes Waschen von noch anhaftendem Meerwasser befreien kann. Sodann kommen die Tiere sofort in eine zweite isotone Salpeterlösung, der etwas Silbernitrat (in Substanz) zugesetzt wurde, in welcher Flüssigkeit ein Hervortreten der Reduktionsorte mit aller nur wünschenswerten Klarheit fast momentan erfolgt. Da die Vorbehandlung des Objektes (Waschen) und die Imprägnierung mit Silber bei einiger Übung außerordentlich wenig Zeit beanspruchen, ist man mit Hilfe obiger Methode in der Lage, den Nachweis der Reduktionsorte an *marinen, vollkommen intakten* Tieren mit *Silbernitrat* durchzuführen.

IV.

Eine mit Hilfe elektiver Vitalfärbung durchgeführte Analyse des Nackenschildes von *Evadne* ergibt nun folgende Resultate:

Das Organ hat eine kappen- bis tellerförmige Gestalt und setzt sich aus zehn Zellen zusammen, von denen zwei genau in der Mitte, die übrigen acht rosettenförmig um die beiden Zentralzellen angeordnet erscheinen (vgl. Abb. 2, 3, 4, 5).

Die Cuticula der Schale zeigt oberhalb des Organs eine deutliche ovale Kontur, innerhalb welcher die beiden mittleren, wie auch die oberen Teile der acht Randzellen liegen (vgl. Abb. 5).

Das Plasma dieser großen peripheren Zellen weist eine streifige Struktur auf, die in der oberen verschmälerten noch innerhalb des erwähnten Cuticularrings gelegenen Partie ein viel gleichmäßigeres, homogenes Aussehen annimmt.

Eine Imprägnierung dieser Randzellen mit Silber ergibt, daß es sich um ausgesprochene *Reduktionsorte* handelt, und zwar ist es besonders jene, noch innerhalb des Cuticularrings liegende, homogen erscheinende Partie jeder Randzelle, die durch eine besonders große Aktivität ausgezeichnet erscheint (vgl. Abb. 3).

Die beiden zentralen Zellen bleiben bei der Behandlung mit Silbernitrat vollkommen ungefärbt. Es gelingt aber, sie mit reduzierten Farbstoffen zur Darstellung zu bringen. Sie erweisen sich dabei als typische *Oxydationsorte*.

Besonders auffallend ist auch hier wie bei den übrigen Phyllopoden das Überwiegen der *Reduktionsorte* gegenüber den *Oxydationsorten*.

Da bei allen Phyllopoden bestimmte Korrelationen zwischen *Kiemensäckchen* und dem als Embryonalkieme funktionierenden *Nackenschild* bestehen, war es von besonderem Interesse, auch von *Evadne* die Embryonalstadien zu untersuchen. Überraschenderweise zeigte sich, daß, trotz-

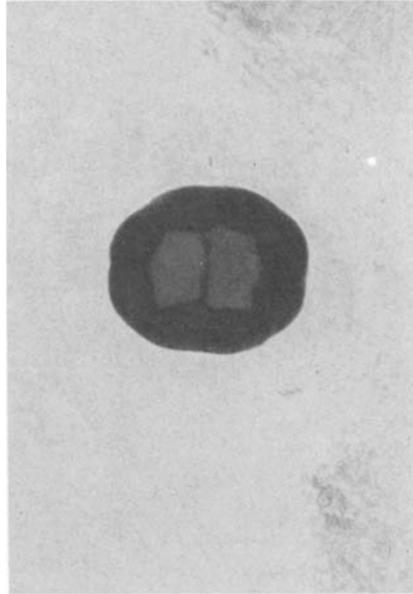


Abb. 3. Dorsalansicht des Nackenschildes von *Evadne normanni* nach Reduktion von Silbernitrat. Man beachte die intensive und streng elektive Imprägnierung der innerhalb des Cuticularrings liegenden Spitzen der Randzellen und vergleiche damit die vollkommen unverändert gebliebene Umgebung.

dem bei weit vorgeschrittenen, schlüpfreifen Embryonen das Nackenschild morphologisch vollkommen *ausgebildet* vorhanden ist, eine elektive vitalfärberische Darstellung desselben *nicht* gelang, solange das Tier noch aus dem Brutraum herauspräpariert werden mußte. Erst an *freiwillig* geschlüpften Tieren gelingt es mit stets zunehmender Intensität, eine Vitalfärbung zu erzielen.

Nach den bisherigen Erfahrungen über den Zusammenhang zwischen Beginn und Ausmaß der Funktion und vitaler Färbbarkeit der Respirationsepithelien erscheint die Annahme

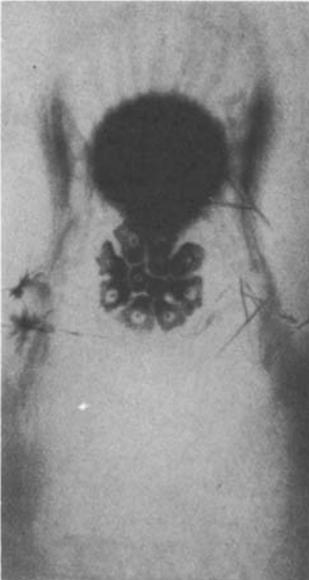


Abb. 4. Dorsalansicht des Nackenschildes von *Evadne norðmanni* nach elektiver Vitalfärbung mit Methylenblau. Präparat zwecks besserer Eignung zur photographischen Wiedergabe *stark überfärbt*. In der Mitte *ausnahmsweise* drei Oxydationszellen.

durchaus berechtigt, daß das Nackenschild bei *Evadne* an den im Brutraum liegenden Embryonen noch nicht funktioniert, also keine Embryonalkiemer im strengen Sinne des Wortes ist, sondern daß eine wirklich respiratorische Tätigkeit erst nach Verlassen des Brutraumes einsetzt.

Es ist meiner Meinung nach also kein gewagter Analogieschluß, wenn ich auf Grund der Ergebnisse vitaler Elektivfärbung das Haftorgan der marinen Cladoceren dem früher von mir untersuchten Nackenschild der Süßwasserphylopoden gleichsetze. Ebenso wie in früheren Fällen sprechen außer den Ergebnissen der Vitalfärbung auch noch andere wichtige Begleitumstände im Sinne der hier vertretenen Meinung. Der Bau, die Lage, die Feinstruktur und die vergleichend-morphologische Betrachtung liefern ebenfalls zahlreiche Hinweise für diese Deutung. Dazu kommen nun nach neuen Untersuchungen von GICKLHORN u. SÜLLMANN (1930) noch die charakteristischen Permeabilitätsverhältnisse der Cuticula und

der Zellen typischer Respirationsepithelien. An *Daphnia magna* haben die genannten Autoren nach vorheriger diffuser Durchtränkung der Leibeshöhlenflüssigkeit mit Indikatoren von charakteristischem Umschlagspunkte (Methylrot) beobachtet, daß die Kiemensäckchen des erwachsenen Tieres die *einzigsten* Orte sind, an welchen die zugesetzten Säuren oder Alkalien *rasch* eindringen. Bei vergleichenden Untersuchungen verschiedener Entwicklungsstadien besonders jüngerer, aber schon freilebender Individuen finden die Autoren folgendes: . . . „es bewirkt die Essigsäure bei *jungen Tieren nicht bloß eine Verfärbung der Kiemen-*

säckchen, sondern auch des Epithels des Nackenschildes. Namentlich bei jungen Individuen in Seitenlage ließ sich sehr leicht die zunehmende Rotfärbung des Nackenschildepithels erkennen, die von hier aus sich in keinem einzigen Falle auch auf das angrenzende Körperepithel (Hypodermis) ausdehnte. Es wird also auch durch diese Experimente die enge Zusammengehörigkeit zwischen Kiemensäckchen und Nackenschild bewiesen . . .“

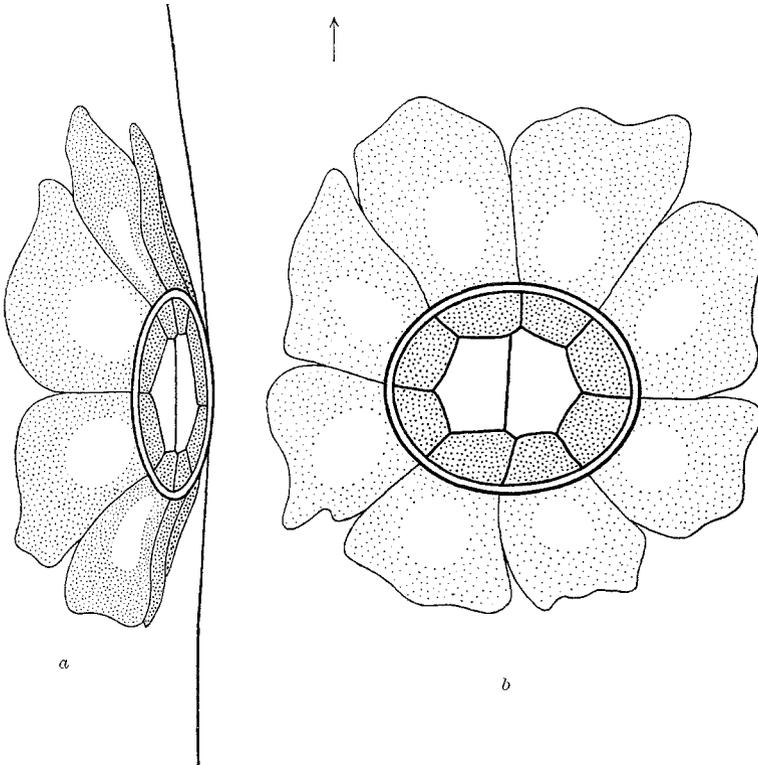


Abb. 5. Nackenschild von *Evadne nordmanni* LOVÉN. *a* Seitenansicht, *b* Dorsalansicht. Reduktionsorte (= Randzellen) in den Figuren punktiert, Oxydationsorte (= 2 Zentralzellen) in den Figuren weiß. Kerne in den Randzellen ausgespart, vergleiche auch Abb. 4.

Im Vergleich zu den Süßwasserphyllopoden findet man aber bei *Podon* und *Evadne* am erwachsenen Tier eine auffallende Reduktion dieses Organs und zwar sowohl in Bezug auf relative Größe, als auch der Zahl der Zellen. Außerdem ist die Zeit des Funktionsbeginnes im Vergleich zu den Süßwasserphyllopoden verschoben. Bei den verwandten Süßwasserformen *Polyphemus* und *Leptodora* wird das Nackenschild von einer viel größeren Anzahl von Zellen zusammengesetzt und tritt bereits frühzeitig am noch im Brutraum des Muttertieres liegenden Embryo in Tätigkeit.

Möglicherweise stehen diese Abweichungen bei *Podon* und *Evadne* in irgendeinem Zusammenhang mit der marinen Lebensweise.

V.

Mit dem Nachweis, daß auch bei den marinen Cladoceren das Nackenschild als ein *Respirationsorgan* funktioniert, halte ich das *physiologische* Problem dieser Organe für geklärt. *Unter Berücksichtigung der an anderer Stelle mitgeteilten Befunde stellt das Nackenschild ein altes, allen Familien der Phyllopoden gemeinsames Organ dar, das im Laufe der phyllogenetischen Entwicklung unter dem Einflusse einer immer spezialisierteren Lebensweise bei verschiedenen Formen eine verschiedene Ausbildung bzw. Rückbildung erfahren hat. In vielen Fällen entbehrlich geworden, unterliegt es der Resorption und tritt nur noch während der ontogenetischen Entwicklung als mehr oder weniger intensiv funktionierende, vikarierende Embryonalkieme auf, um mit der Ausbildung definitiver Epipoditkiemen ganz zu verschwinden (Daphniden, Bosminiden). In anderen Fällen bleibt es funktionstüchtig neben den eigentlichen Respirationsorganen erhalten (Macrothriciden, Chydoriden) und im Extremfall gelangt es nach Unterdrückung der Epipoditkiemen als einziges Respirationsorgan zu mächtiger Entwicklung (Onychopoda).*

Nachstehende Tabelle möge nun eine kurze Übersicht über das Vorkommen, die Funktionsweise und das Schicksal des Nackenschildes bei den verschiedenen bis jetzt untersuchten Arten der Phyllopoden gewähren (vgl. DEJDAR 1930).

VI.

Ein derart einheitlich gebautes und einheitlich funktionierendes Organ legt naturgemäß auch die Frage nach der *Ontogenie und entwicklungsgeschichtlichen Bedeutung* nahe. Da meine bisherigen Untersuchungen wesentlich vom Standpunkte der Morphologie und Physiologie aus unternommen wurden, kann ich vorläufig noch kein Material zu dieser Frage beisteuern. Auch in den bisherigen Bearbeitungen der Phyllopoden wurde diesem Zellkomplex sehr wenig oder gar keine Aufmerksamkeit gewidmet, so daß eine bindende Aussage bezüglich der vergleichenden Entwicklungsgeschichte dieses Organs derzeit wohl nicht möglich ist.

Im Laufe der Bearbeitung vorliegender Probleme ergaben sich aber doch einige Indizien, die folgenden Gedankengang berechtigt erscheinen lassen:

Es ist wohl wahrscheinlich, daß dieses bei den Phyllopoden so allgemein vorkommende Organ im Laufe der Entwicklung nicht von Fall zu Fall erworben und überall ad hoc mit so spezialisierter, d. h. respiratorischer Funktion ausgestattet wurde. Man kann vielmehr vermuten, daß bereits bei den Urformen wohl schon ein Epithelbezirk mit respira-

Art	Nackenschild bei Embryonen bzw. Larven		Nackenschild bei erwachsenen Tieren		Definitive Respirationsöffnungen des erwachsenen Tieres
	Ausbildung	Färbung	Ausbildung	Färbung	
<i>Cladoceren.</i>					
<i>Sida cristallina</i> M. . .	gut entwickelt	intensiv	fehlend	—	Epipoditkiemen
<i>Holopedium gibberum</i> Z. . .	„	„	„	—	„
<i>Daphnia magna</i> STR. . .	„	„	„	—	„
<i>Bosmina longirostris</i> M. . .	sehr rudimentär	schwach	„	—	„
<i>Lathomura rectirostris</i> M. . .	gut entwickelt	intensiv	gut entwickelt	intensiv	Epipoditkiemen + Nackenschild
<i>Bunops serricaudata</i> D. . .	„	„	„	„	„
<i>Eurygerrus lamellatus</i> M. . .	„	„	relativ klein	„	„
<i>Polyphemus pediculus</i> L. . .	mächtig ausgebildet	„	mächtig ausgebildet	„	Nackenschild
<i>Leptodora kindtii</i> F. . .	„	„	„	„	„
<i>Evadne nordmanni</i> LOV. . .	gut entwickelt	nicht nachweisbar	gut entwickelt	„	„
<i>Evadne spinifera</i> KRÖ. . .	„	„	„	„	„
<i>Podon spec.</i>	„	„	„	„	„
<i>Euphyllopoden.</i>					
<i>Artemia salina</i> L. . .	mächtig ausgebildet	intensiv	fehlend	—	Epipoditkiemen
<i>Chirocephalus grubei</i> D. . .	„	„	relativ klein	intensiv	Epipoditkiemen + Nackenschild
<i>Limnadia lenticularis</i> L. . .	„	„	gestielt! !	„	„
<i>Apus cancriformis</i>	gut entwickelt	„	sehr klein	?	Epipoditkiemen(+Nackenschild?)

torischer Funktion gegeben war. Die auffallende, überaus einheitliche *Lage* in einem bestimmten Metamer des Tieres glaube ich ebenfalls als einen Hinweis auf einen gemeinsamen Ursprung aller dieser Bildungen auffassen zu dürfen. Dafür sprechen auch die bei einigen Mysidaceen vorliegenden Verhältnisse, denn diese Objekte haben im erwachsenen Zustande ein ovales Nackenschild, das, wie ich mit Hilfe elektiver Vitalfärbung feststellen konnte, *ebenfalls* als Atmungsorgan funktioniert. Da dieses bei den Embryonen *paarig* zu beiden Seiten des Körpers angelegt wird, im Laufe der Embryonalentwicklung beide Anlagen aber dorsalwärts wandern und hier *zu einem einzigen Organ verschmelzen*, liegt natürlich der Gedanke nahe, auch bei den Phyllopodenvorfahren einen ähnlichen Vorgang anzunehmen.

Bei dieser Annahme und unter Voraussetzung der wahrscheinlich schon gegebenen Funktion als Atmungsorgan erscheint es mir durchaus plausibel, beide Anlagen für *Reste der Epipoditkiemen der Mundgliedmaßen* aufzufassen.

Das Nackenschild unserer heutigen Phyllopoden wären nach dieser Hypothese die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung unter voller Beibehaltung ihrer ursprünglichen Funktion dorsalwärts gewanderten und hier zu einer Einheit verschmolzenen Epipoditkiemen der Mundgliedmaßen.

Ich möchte diese Bemerkungen nicht abschließen, ohne nochmals darauf hinzuweisen, daß es sich bei diesen Überlegungen vorläufig um *Vermutungen* handelt. Eine bindende Aufklärung vorliegender Probleme kann wohl erst eine vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Bearbeitung bringen.

Schriftenverzeichnis.

1. **Claus, C.:** Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876. — 2. **Claus, C.:** Zur Kenntnis des Baues und der Organisation der Polyphemiden. Denkschr. ksl. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. **37**. Wien 1877. — 3. **Dejdar, E.:** Die Korrelationen zwischen Kiemensäckchen und Nackenschild bei Phyllopoden. Z. Zool. **136** (1930). — 4. **Gieklhorn, Jos. u. Keller, Rud.:** Bau und Funktion des „Haftorgans“ von *Daphnia*, bzw. des „Kopfschildes“ von *Leptodora* und *Polyphemus* auf Grund vitaler Elektivfärbung. Zool. Anz. **64** (1925). — 5. **Gieklhorn, Jos. u. Süllmann, H.:** Beobachtungen über die Permeabilität der Kiemensäckchen von *Daphnia magna*. Protoplasma (Berl.) (in Druck). — 6. **Leuckart, R.:** Über das Vorkommen eines saugnapfartigen Haftapparates bei den Daphniaden und verwandten Krebsen. Arch. Naturgesch. **25** (1859). — 7. **Lovén:** *Evadne nordmanni*, ein bisher unbekanntes Entomostrakon. Arch. Naturgesch. **4**, **1** (1838). — 8. **Ortmann, A. E.:** Arthropoden. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches **5**, I. Abt. (1866—1879). — 9. **Wagler, E.:** Crustacea. In: Kükenthals Handbuch der Zoologie **3**. Berl. u. Leipzig 1927.
-