

## Frank Hartmann

# Histologische Untersuchungen an *Scottomyzon gibberum* (SCOTT & SCOTT, 1894) (*Asterocheridae*, *Copepoda siphonostoma*) unter besonderer Berücksichtigung der vorderen Drüsen und des Verdauungskanals

Diplomarbeit am Fachbereich Biologie, Universität Hamburg, Januar 1986

## I. Einleitung

Innerhalb der Crustaceen stellen die Copepoden eine sehr artenreiche Gruppe mit großer Diversität in Form und Lebensweise dar. Sie sind in mehreren Linien zum Parasitismus übergegangen und zeigen Veränderungen, die den Körper fast bis zur Unkenntlichkeit umformen können (*Caligoida*, *Lernaeoida*). Bislang ist es nicht gelungen diese stark abgewandelten Ordnungen von freilebenden Formen abzuleiten und ein befriedigendes, auf Abstammung begründetes (natürliches) System der Copepoden aufzustellen.

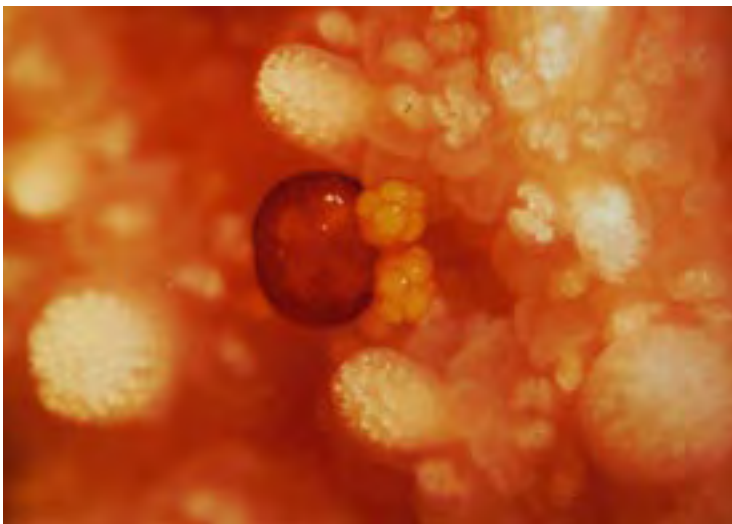


Abb. 1: *Scottomyzon gibberum*. Erwachsene Weibchen (Stadium 6, Dorsalseite) mit zwei Eisäcken auf *Asteria rubens*. Länge des Weibchens ca. 0,5 mm; frisch fixiert.

<b>Inhaltsverzeichnis</b> .....	Seite
1. Einleitung .....	1
2. Material und Methoden .....	2
2.1. Material .....	2
2.2. Präparation für Ultradünnschnitte .....	3
2.3. Präparation für REM.....	4
2.4. Präparation für Paraplastschnitte.....	4
3. Anmerkungen zur Morphologie, Lebensweise und Verbreitung.....	4
3.1. Äußere Morphologie .....	4
3.2. Lebensweise und Nahrungsaufnahme.....	5
3.3. Verbreitung .....	5
4. Ergebnisse .....	6
4.1. Anatomische Übersicht.....	6
4.2. Vordere Drüsen .....	8
4.2.1. Mediane Labraldrüse .....	8
4.2.2. Laterales Labraldrüsenpaar.....	10
4.3. Verdauungskanal .....	11
4.3.1. Vorderdarm .....	11
4.3.1.1. Sipho und Pharynx .....	11
4.3.1.2. Oesophagus .....	13
4.3.2. Mitteldarm.....	14
4.3.2.1. Vorderer Mitteldarm .....	14
<b>TAFELN 3 – 11</b> .....	16–24
4.3.2.2. Hinterer Mitteldarm.....	25
4.3.3. Enddarm.....	26
5. Diskussion.....	26
6. Zusammenfassung .....	32
Literaturverzeichnis .....	34
Abkürzungen.....	36

Cyclopoide Copepoden sind in diesem Zusammenhang besonders interessant, da ihre parasitären Formen oft noch wenig verändert sind und sich möglicherweise auf dem Weg zu stärker abgewandelten Formen befinden. Nur vielfältige Untersuchungen können mögliche verwandtschaftliche Beziehungen zwischen freilebenden und parasitären Formen aufhellen und Ansätze für die Erstellung eines natürlichen Systems der Copepoden liefern.

Bislang liegen erst wenige detaillierte Untersuchungen der inneren Anatomie von Copepoden vor. Sie beschränken sich gewöhnlich auf die größeren Spezies der calanoiden Copepoden, die Gattung *Cyclops*, einige harpacticoide und wenige parasitische Formen, die vom allgemeinen Copepodenbau stark abweichen.

Thema der vorliegenden Arbeit sind histologische Untersuchungen an ausgewählten Organen des Weibchens von *Scottomyzon gibberum*, eines auf *Asterias rubens* parasitisch lebenden cyclopoiden Copepoden.

*Scottomyzon gibberum* gehört wegen seines zu einer Röhre umgestalteten Mundes (Sipho) in die Überfamilie der Cyclopoida siphonostoma. Innerhalb dieser Gruppe wird die Art der semiparasitischen Familie der Asterocheiridae (auch Ascomyzontidae) zugeordnet.

*Scottomyzon gibberum* wurde von SCOTT und SCOTT erstmals anhand eines Weibchens im Februar 1894 im „Annals and Magazine of Natural History“ beschrieben und als *Dermatomyzon gibberum* der Gattung *Dermatomyzon* (CLAUS) zugeordnet. GIESBRECHT fand in einer Überarbeitung der Ascomyzontida 1897 einige Eigentümlichkeiten, die ihn veranlassten einen neuen Genus, *Scottomyzon*, mit einer Art (*Scottomyzon gibberum*) aufzustellen.

1918 beschrieb SARS das Männchen. RÖTTGER präzierte 1969 die Beschreibungen nochmals in einigen Punkten und untersuchte Ökologie und postlarvale Entwicklung von *Scottomyzon gibberum*.

RÖTTGER (1969) beobachtete beim erwachsenen *Scottomyzon*-Weibchen Nahrungsaufnahme durch extraintestinale Verdauung des Seesterngewebes und

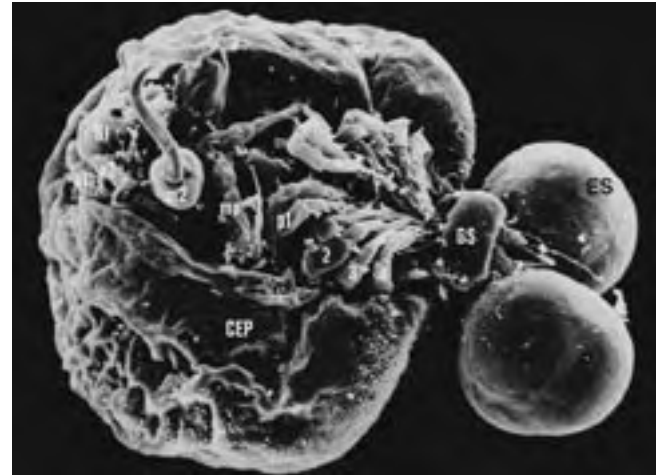


Abb. 2: *Scottomyzon gibberum*. Ventralansicht eines erwachsenen Weibchens. (a1) 1. Antenne; (a2) 2. Antenne; (CEP) Cephalothorax; (ES) Eisack; (GS) Genitalsegment; (m2) Maxille 2 mit Greifhaken; (mp) Maxilliped; (p1-4) 1. bis 4. Peraeopode; (SI) Sipho. (REM 200 x).

vermutete große enzymproduzierende Drüsen im Körper des Weibchens.

Angeregt durch RÖTTGERS Arbeit soll erstes Teilgebiet der vorliegenden Arbeit die Erkundung der inneren Anatomie des *Scottomyzon*-Weibchens mit dem Ziel sein, entsprechende Drüsen nachzuweisen und diese auch hinsichtlich Funktion und Klassifizierung histologisch zu untersuchen.

Nähere Angaben über Drüsen sind in der Copepoden-Literatur kaum zu finden; meistens werden sie lediglich erwähnt, jedoch nicht näher untersucht (u.a. bei ONG und LAKE, 1961; BRESCIANI, 1961; ARNAUD et al., 1978; MUSKO, 1983).

Im Zusammenhang mit der extraintestinalen Verdauung erschien es sinnvoll, als zweites Untersuchungsobjekt den Darmkanal zu wählen und die histologischen Strukturen von Vorder-, Mittel- und Enddarm zu untersuchen. Besondere Beachtung soll dabei das Epithel des in einen vorderen und hinteren Bereich gegliederten Mitteldarms

finden, das auf verschiedene Zelltypen hin untersucht wird. Mehrere Zelltypen mit unterschiedlicher Funktion sind bereits bei einigen Crustaceen - auch Copepoden - nachgewiesen worden (u.a. JAKOBS, 1929; VAN WEEL, 1955; LOIZZI, 1971; HOPKIN und NOTT, 1980. Copepoden, vergl.: ARNAUD et al, 1978; RIGBY and TUNNEL, 1971; BRIGGS, 1977) .

Weiterhin soll ein Einblick in die Funktionsmorphologie des zu einer Saugpumpe ausgebildeten Vorderdarms gegeben werden, der bei den Siphonostomen Copepoden von besonderer Bedeutung für die Nahrungsaufnahme ist.

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Material

Seesterne der Art *Asterias rubens* wurden im Helgoländer Nordhafen gefangen. Taucher sammelten die Tiere vorsichtig in Planktonnetzen, um den Verlust der vagilen *Scottomyzon*-Männchen möglichst gering zu halten.

Die Oberfläche der Seesterne wurde anschließend mit der Lupe auf Befehl mit *Scottomyzon gibberum* abgesehen. 26 Weibchen im 5. und 6. Entwicklungsstadium (siehe RÖTTGER, 1969) wurden gefunden und aus den Zooezidien herauspräpariert. Männchen konnten auf diese Weise nicht gewonnen werden. Auch nach Abspülen, vorsichtigem Abbürsten und Filtrieren des Spül- und Hälterungswassers von ca. 80 Seesternen konnte nur ein männliches Exemplar von *Scottomyzon* im Filtrat entdeckt werden.

Die Copepoden wurden sofort in einer 3%igen Glutaraldehyd-Seewasserlösung fixiert (48 h) und anschließend für licht- und transmissionselektronenmikroskopische Untersuchungen verwandt .

Rasterelektronische Untersuchungen wurden an Tieren durchgeführt, die von Seesternen aus dem Kursmaterial des Zoologischen Institutes stammen (Fundort: Nordsee, verschiedene Fangstationen) .

Diese Tiere waren formfixiert und zu einem späteren Zeit-

punkt in 70 %igen Alkohol überführt worden. Auch auf diesen Seesternen konnten nur Weibchen gefunden werden.

### 2.2. Präparation für Semi- und Ultradünnschnitte

Die Tiere wurden 3x in Phosphatpuffer nach SÖRENSEN (je 10 Min. ausgewaschen und anschließend 80 Min. in 2% Osmiumtetroxyd (in Phosphatpuffer) fixiert. Es folgte erneutes Auswaschen in Phosphatpuffer (3x, je 30 Min.), stufenweise Entwässerung in Aceton (30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100 %; je 20 Min.) und Einbettung in SPURRs Medium (SPURR, 1969). Dies geschah über 3 Stufen steigender, in Aceton gelöster SPURR-Konzentration (Aceton/SPURR-Gemisch: 3:1, 1:1, 1:3; je 30 Min.)

Die Tiere wurden über Nacht in 100 %igem SPURR belassen und am nächsten Tag eingebettet (48 h bei 60° C). Von den Blöckchen wurden abwechselnd Semi- und Ultradünnschnitte (quer, sagittal und frontal) mit einem Reichert OmU2- Ultramikrotom angefertigt.

Die Semidünnschnitte von 0,75  $\mu\text{m}$  Dicke wurden mit Toluidin-blau und Pyronin in Boraxlösung (nach HOLSTEIN und WULF-HEKEL, 1971) gefärbt. Als Einschlußmedium diente Immersionsöl. Das Deckglas wurde durch eine Nagellackumrandung gesichert (vergl. BOCK, 1984). Dies ist eine sehr schonende Methode, bei der es weder zu Entfärbungen noch zu Ablösungen der Schnitte kommt.

Zeichnungen wurden mit einem ZEISS-Zeichenspiegel, fotografische Darstellungen mit einem LEITZ-Ortholux 2 mit WILD-Photoautomat MPS 55 angefertigt. Die Ultradünnschnitte wurden auf Kupfernetzen (SCL, G200 Hex cu 3,05) aufgezogen und mit Uranylacetat (STEMPER und WARD, 1964) und Bleicitrat (REYNOLDS, 1983) kontrastiert.

Aufgrund des sehr elektronendichten Materials wurden die Kontrastierungszeiten kurz gewählt: Uranylacetat ca. 30 sek, Bleicitrat ca. 10 sek. Der Versuch, die Schnitte vor Kontrastierung mit Wasserstoffperoxyd aufzuhellen (vergl. ROMEIS, 1968 § 1020), blieb erfolglos. Die Auswertung erfolgte mit dem ZEISS EM 9-2 Transmissionselektronenmikroskop.

## 2.3. Präparation für die Rasterelektronenmikroskopie

Die in 70 %igem Alkohol fixierten Tiere wurden in aufsteigender Acetonreihe (80, 90, 100 %; je 10 min.) restentwässert. Anschließend wurde das Aceton durch Amylacetat stufenweise ersetzt (Amylacetat in alkoholischer Lösung: 25, 50, 75, 100 %; je 30 min).

Die so behandelten Tiere wurden nun nach der *critical-point*-Methode getrocknet, mit doppelseitigem Klebeband auf Scan-Träger befestigt und mit Gold bedampft. Die Betrachtung und fotografische Darstellung erfolgte in einem Cambridge S-4 Rasterelektronenmikroskop.

## 2.4. Präparation für Paraplastschnitte

Die Tiere wurden, aus einer 70 %igen Alkohollösung kommend, über 96 %igen Alkohol (2 h) und absolutes Isopropanol (2x, je 2,5 h) entwässert. Um völlige Durchdringung und Entwässerung zu gewährleisten, wurden die Tiere weitere 12 h in frischem Isopropanol belassen. Es folgte die stufenweise Überführung in Paraffin (Isoprop., 1 h bei 45°C; Isoprop.-Paraffingemisch 1:1, 1 h bei 50°C; 3 x Paraffin, je 2 h bei 60°C) und Einbettung in Gelatine-Kapseln.

Mit einem Schlittenmikrotom wurden Quer- und Sagittalschnitte von 4 µm Dicke angefertigt und mit Eiweiß-Glycerin auf Objektträger geklebt. Anschließend wurde eine Überlichtfärbung mit Kernechtrot, Lichtgrün und Orange C.

## 3. Anmerkungen zur Morphologie, Lebensweise und Verbreitung

### 3.1. Äußere Morphologie

Die Rumpflänge des Weibchens beträgt 0,5 mm, die des Männchens 0,45 mm. Während das adulte Männchen von schlanker, cyclopsähnlicher Gestalt ist, dehnt sich

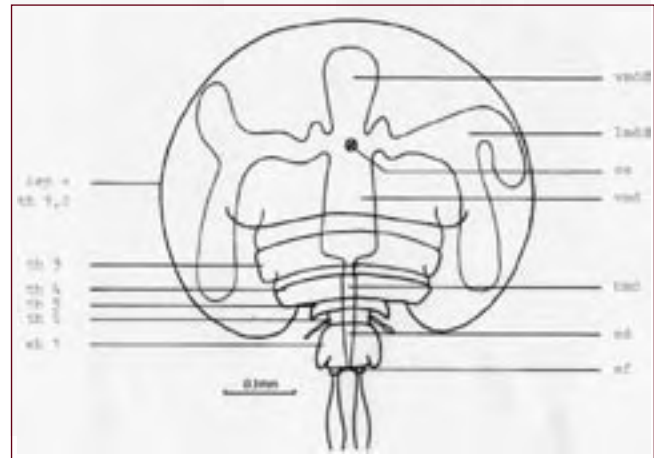


Abb. 3: *Scottomyzon gibberum*, Weibchen (Stadium 5-6); Dorsalansicht. Topographie des Verdauungskanals

der Vorderkörper des Weibchens (bis einschließlich des 4. Thorakalsegmentes) nach der letzten Häutung zu einer mächtigen, querovalen Kugel aus. Auf der letzten Stufe dieser Entwicklung erreicht der Cephalothorax eine Breite von 0,65 mm (Abb. 1, 2, 3).

Von den 6 gliedmaßen tragenden Thorakomeren sind die beiden vorderen in den Cephalothorax einbezogen. Die 1. Thorakopoden (Maxillipeden) dienen ebenso wie die 2. Antennen als Laufbeinpaare (Abb. 2). Thorakopoden 2-5 sind typische Ruderfüße, Thorakopoden 6 stellen reduzierte 2-gliedrige Anhänge dar. Erwähnenswert sind weiterhin die kräftigen 2. Maxillen der Weibchen, die mit ungewöhnlich großen Endhaken versehen sind. Sie stellen, wie die zu Laufbeinen umgestalteten 2. Antennen und Maxillipeden, eine Anpassung an die ektoparasitische Lebensweise dar.

Das Abdomen des erwachsenen Weibchens ist sehr kurz und 3-gliedrig. Das 1. Abdominalsegment ist völlig reduziert, Abdominalsegment 3 und Thorakalsegment 6 sind stark verkürzt.

### 3.2. Lebensweise und Nahrungsaufnahme

*Scottomyzon gibberum* lebt ektoparasitisch auf *Asterias rubens* und ernährt sich dort von Epidermis, Bindegewebe und Muskulatur des Seesterns. Männchen, junge Weibchen und juvenile Stadien laufen frei auf der Oberfläche des Seesterns umher. Mit Hilfe ihrer Ruderfüße können sie den Seestern auch schwimmend verlassen.

Die Weibchen gehen mit zunehmender Vergrößerung ihres Vorderkörpers zu einer überwiegend festsitzenden Lebensweise über. Mit Hilfe der mächtigen Greifhaken der 2. Maxillen heften sie sich an die Seesternerpidermis zwischen die Pedizellariengruppen, wo sie lange Zeit verharren können. Nach RÖTTGER (1969) bewegen sich die geschlechtsreifen Weibchen tage- und wochenlang kaum oder gar nicht von der Stelle. Es kommt dabei zu Gewebewucherungen der Seesternerpidermis, sogenannten Zooezidien, die die Tiere fast völlig umhüllen können (Abb. 4).

RÖTTGER beobachtete, dass das Weibchen den Siphon zur Nahrungsaufnahme fest an die Seesternerpidermis presst, wobei Siphon (Abb. 5) und Mundwerkzeuge im elastischen Gewebe verschwinden und sich weiterer Beobachtung entziehen. Es kommt dabei nach Ansicht RÖTTGERs zu keiner mechanischen Verletzung der Epidermis. Nach mehreren Stunden zeigen sich tiefe, großflächige Schäden des Seesterngewebes, welches eine watteartige Konsistenz annimmt und offenbar eine Zerstörung chemischer Art darstellt. RÖTTGER vermutete, dass das Weibchen in großen Drüsen Enzyme produziert, die auf das Substrat geschüttet werden und dieses extraintestinal vorverdauen.

Der Nahrungsbrei wird anschließend aufgenommen, wobei der Siphon anscheinend als Saugpumpe funktioniert. Die Mandibeln wirken wahrscheinlich unterstützend, indem sie größere Nahrungsbrocken in kleine Teile zerlegen, und so den Eintritt in den Pharynx erleichtern. Die Nahrungsaufnahme der Männchen ist nicht geklärt.

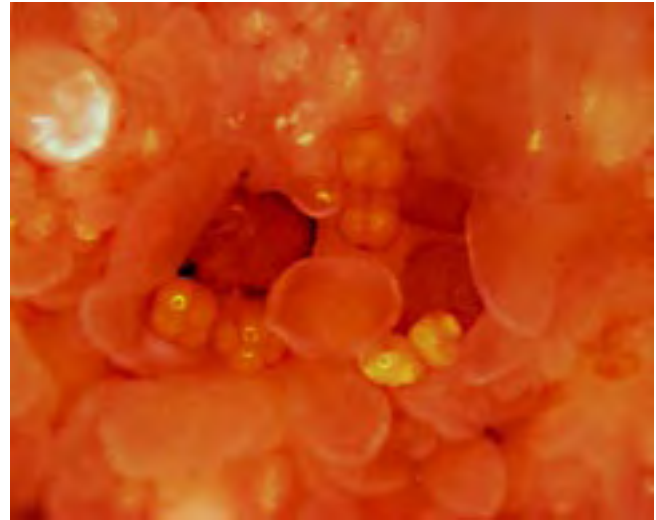


Abb. 4: Drei *Scottomyzon*-Weibchen, in Gewebewucherung (Zooezidie) der Seesterneroberfläche sitzend. (Vergr. 45 x).

### 3.3. Verbreitung

Verbreitungsgebiet von *Scottomyzon gibberum* ist die Nordsee von der Südküste Norwegens (SARS 1918), über die Deutsche Bucht, Doggerbank und Schleswig-Holsteinische Westküste (RÖTTGER, 1969), und die Holländische Küste (STOCK, 1968) bis hinunter zur Bretonischen Küste (BOQUET, 1953). Ferner existieren Funde von der Ostküste Schottlands (SCOTT & SCOTT, 1894) und der Westküste Englands im Bereich der Irischen See (H'ERDMAN, 1896). Über den Skagerrak dringt *Scottomyzon gibberum* in die Ostsee ein. Sein Vorkommen auf *Asterias rubens* endet jedoch am Eingang vom Großen Belt in die Kieler Bucht, wo ihm anscheinend durch den niedrigeren Salzgehalt eine natürliche Grenze gesetzt wird (vergl. (RÖTTGER, 1969).

Als Quellen zu diesem Kapitel wurden GIESBRECHT („Monographie der Asterocheridae“, 1899) und RÖTTGER (1969) verwendet.

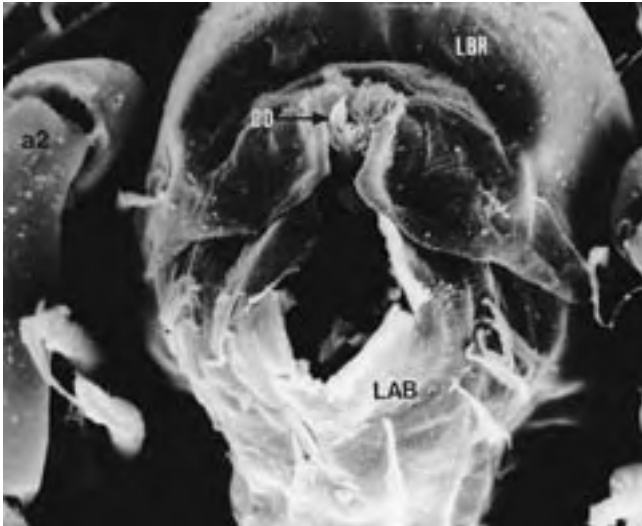


Abb. 5: Mund (Siphos) des *Scottomyzon*-Weibchens von ventral. (LBR) Oberlippe; (LAB) Unterlippe; (DO) Dornartiger Fortsatz der Oberlippe, rechte Spitze abgebrochen; (a2) 2. Antenne. (REM 1500 x).

## 4. Ergebnisse

### 4.1. Anatomische Übersicht

Das **Integument** besteht aus einer einschichtigen Epidermis und einer etwa  $2,2 \mu\text{m}$  dicken Kutikula, die in Epi-, Exo- und Endokutikula unterteilt ist. Die Exokutikula, mit einer Dicke von ca.  $1,9 \mu\text{m}$ , ist deutlich geschichtet. Unter der Epidermis findet sich eine Bindegewebs-schicht, die das Integument von innen auskleidet. Im Bereich angrenzender Organe kann sie auf ein schmales Band zurückgedrängt sein.

**Muskulatur:** der Rumpf wird von zahlreichen Muskeln durchzogen, deren Anordnung dem allgemeinen Organisationsschema der Copepoden entspricht.

**Zentralnervensystem:** das Oberschlundganglion (Abb. 6) liegt ventral des vorderen Mitteldarmdivertikels (s. u.) und ist über zwei breite Schlundkonnektive mit

dem Bauchmark verbunden. Dieses ist besonders im vorderen Bereich massiv, erfährt dann eine dorso-ventrale Abflachung und läuft am Ende des Cephalothorax in zwei laterale Nervenstränge aus, die caudalwärts ziehen.

Das **Auge** (Abb. 6) ist vom Gehirn abgerückt und setzt sich aus einem ventralen und zwei dorso-lateralen Augenbechern zusammen. Diese liegen inmitten eines Drüsenkomplexes und stehen über einen Nervenstrang mit dem Vorderhirn in Verbindung.

**Darmkanal:** der weite, fast senkrecht aufsteigende Pharynx geht mit einer Knickstelle in den englumigen Oesophagus über. Dieser zieht in postero-dorsaler Richtung durch den Schlundring und taucht in die ventrale Mitteldarmwand ein (Abb. 6).

Der Mitteldarm besitzt ein unpaares vorderes Divertikel (Abb. 3), das in antero-dorsaler Richtung bis fast an die Rumpfwand zieht und dort mit zwei Bindegewebssträngen befestigt ist. Etwa auf Höhe der Oesophagus-Einmündung entspringen 2 laterale Divertikel. Diese spalten sich in 2 Nebenäste auf, die meist caudalwärts ziehen. In einigen Fällen ist der außen gelegene Ast nach vorn gerichtet (Abb. 3).

Der weite, dickwandige Hauptstamm verengt sich im Bereich des 3. Thorakalsegments zu einem engen, dünnwandigen Rohr (Abb. 3 und 6). Es knickt in postero-dorsale Richtung ab und läuft in einem leichten Bogen ins Abdomen. Dort geht es an der Grenze zum 1. Abdominalsegment (Geschlechtssegment) in den Enddarm über. Der Hauptstamm inklusive vorderes und seitliches Divertikel wird bis zur Verengung im folgenden als „vorderer Mitteldarm“, das enge Rohr als „hinterer Mitteldarm“ bezeichnet.

Das unpaare **Qvar** liegt zwischen Darm und dorsaler Rumpfwand im Bereich des 1. bis 3. Thorakalsegmentes (Abb. 7). Im hinteren Teil des Ovariums liegen die jüngsten Keime, die nach kranial an Volumen zunehmen. Am vorderen Ende spaltet sich das Ovar in zwei Ovidukte. Sie biegen sogleich nach hinten um und ziehen seitlich des Ovars caudalwärts (Abb. 7). In den Ovidukten und in deren lateralen Erweiterungen mit Blindsackcharakter liegen große, stark dotterhaltige Eizellen, die durch ihre

Masse besonders die lateralen Darmcoeca und die vorderen Drüsen (s. u.) verformen und sogar verlagern können. Bei den meisten der untersuchten Tiere finden sich auf jeder Seite ein vorderer, antero-dorsal zu den lateralen Darmcoeca gelegener, und zwei hintere Oviduktblind-säcke, die die Körperhöhle im postero-dorsalen Bereich des Thoraxes ausfüllen.

Zu beiden Seiten des hinteren Mitteldarmes liegen die Kittdrüsen. Dabei handelt es sich um drüsige Bezirke des distalen Oviduktabschnittes, in denen große Mengen Kittsekret zu erkennen sind. Das Sekret zeigt mit Toluidinblau und Pyronin metachromatische Färbung. Dies deutet auf saure Mucopolysaccharide hin.

Die **Maxillennephridien** bestehen aus je einem Coelom-säckchen, die seitlich des Bauchmarks, etwas hinter der In-sertionsstelle der 2. Maxillen gelegen sind. Jedes entsendet nach vorne ein Harnkanälchen, welches sich an der Basis der 2. Maxillen nach außen öffnet. Nach lateral erweitert sich das Coelomsäckchen zu einer größeren Blase.

**Mediane Labraldrüse:** im Kopfbereich zwischen Rumpfwand und vorderem Mitteldarmdivertikel fällt eine außergewöhnlich große, unpaare Drüse auf, die sich lateral, der Rumpfwand anliegend, fast bis zum Ovar erstreckt (Abb. 6, 7, 8). Nach ventral entsendet sie einen spitz zulaufenden Fortsatz, der in die Oberlippe mündet und sie axial durchläuft (Abb. 9). Diese Drüse wird als „mediane Labraldrüse“ bezeichnet.

**Laterales Labraldrüsenpaar:** unterhalb der medianen Labraldrüse - gleichsam angeschmiegt an diese - liegt zu beiden Seiten ein Drüsenpaar, deren Längsachsen nach dorso-lateral gerichtet und nach hinten geneigt sind (Abb. 8). In Längsrichtung erstrecken sie sich von der Höhe des Rostrums bis zu den Maxillipeden. Ihre Ausführungsgänge ziehen ebenfalls in die Oberlippe hinein. Das Drüsen-paar wird im folgenden als „laterales Labraldrüsenpaar“ bezeichnet.

**Maxillardrüsen:** weiter lassen sich, der ventralen Rumpfwand anliegend, jederseits sieben bis acht große, hinter-einander liegende Drüsenzellen erkennen. Sie sind von ei-

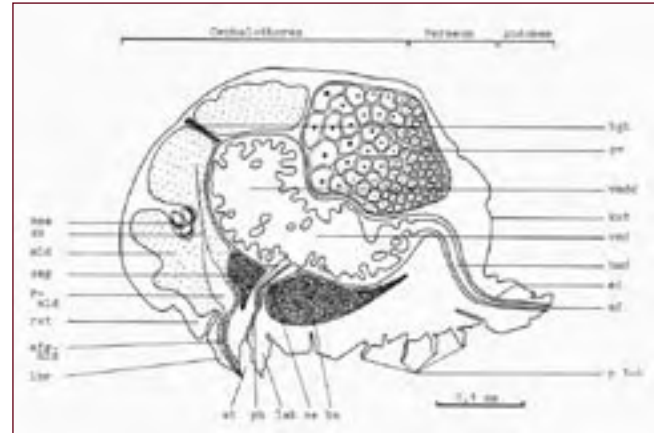


Abb. 6: *Scottomyzon gibberum*, Weibchen; Anatomische Übersicht. Sagittalschnitt (dorsal leicht schräg geschnitten). Semidünn, 0,75 µm; Färbung: Toluidinblau-Pyronin.

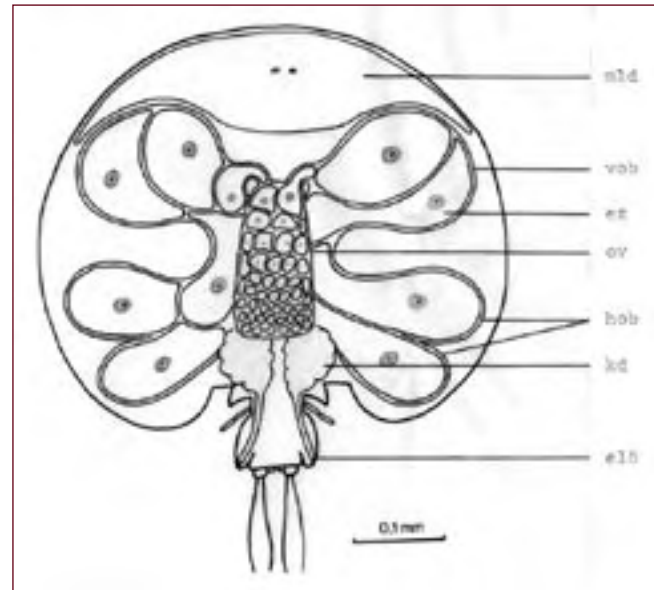


Abb. 7: *Scottomyzon gibberum*. Weibchen (Stadium 5-6); Dorsalansicht. Topographie des weiblichen Fortpflanzungssystems.

nem dünnen Epithel umgeben und grenzen mit ihrer nach innen gerichteten Seite an die blasenartige Ausstülpung des Maxillennephridiums. Wahrscheinlich handelt es sich bei diesen Drüsenzellen um Maxillardrüsen.

Einzellige **Drüsen**: in der Epidermis und im subcutanen Mesoderm liegen zahlreiche einzellige Drüsen. Sie wurden nicht weiter untersucht.

## 4.2. Vordere Drüsen

### 4.2.1. Mediane Labraldrüse

Die dem Integument zugewandte Seite der mediane Labraldrüse ist dem Verlauf des subcutanen Mesoderms angepasst und bildet demzufolge Einsenkungen und lappenartige Ausbuchtungen. Im Bereich der bindegewebigen Haltebänder des vorderen Mitteldarmdivertikels finden sich starke Einfaltungen, ebenso im Bereich des Auges, das scheinbar von „außen“ in die Drüse eingesenkt ist (Abb. 6). Zwischen Auge und Rumpfwand befindet sich ein von Drüsenmaterial freier, fast zylinderförmiger Raum.

Innerhalb der Drüse treten keine Zellgrenzen auf; es liegt vielmehr eine vielkernige, nicht durch Membranen getrennte Masse (Syncytium) vor (Tafel 3a), die von einer Basalmembran umgeben ist. Die Drüse wird median in dorso-ventraler Richtung von einem membranbegrenzten, intrazellulären Kanal durchzogen, dessen Oberfläche durch längsgerichtete Einfaltungen vergrößert ist (Tafel 3b).

Dieser Kanal spaltet sich nach dorsal kurz über dem Auge in 2 parallel verlaufende Seitenkanäle auf, die jedoch nach kurzer Strecke enden. Die Drüse wird im oberen Teil zusätzlich von feinen Kanälen durchzogen, die mit dem Zentralkanal in Verbindung stehen. Im unteren Bereich, etwa auf der Höhe des Oberschlundganglions erweitert sich der Kanal zu einem resevoirähnlichem Lumen mit einem Durchmesser von ca. 28  $\mu\text{m}$  und einer Länge von ca. 75  $\mu\text{m}$  (Abb. 3). Von hier zieht ein englumiger, stark gefalteter Gang in die Oberlippe. Er liegt in einem zytoplasmatischen Fortsatz des Syncytiums, der der Krüm-

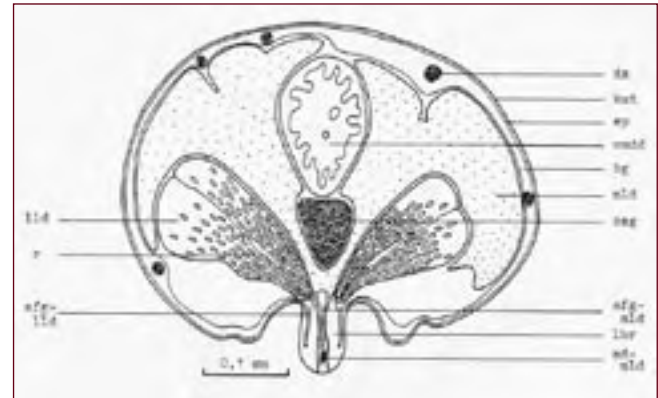


Abb. 8: *Scottomyzon gibberum*, Weibchen; Anatomische Übersicht. Querschnitt durch den Vorderkörper im Bereich der Oberlippe. Semidünn, 0,75  $\mu\text{m}$ ; Färbung: Toluidinblau-Pyronin.

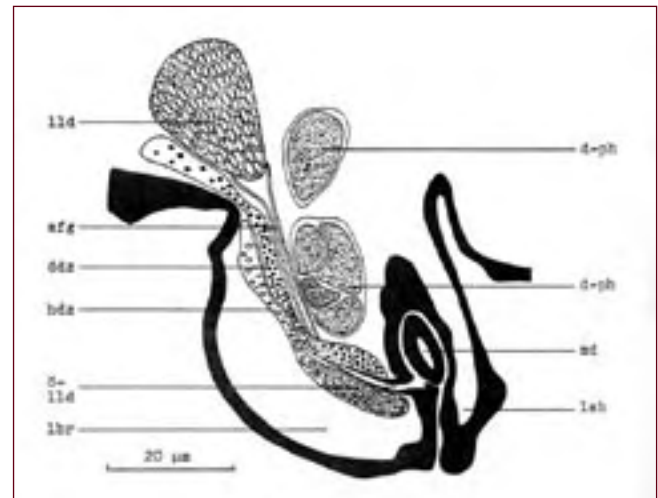


Abb. 9: Sagittalschnitt (lateral) durch den Siphon. Konstruktion aus drei Semidünnschnitten (0,75  $\mu\text{m}$ ); Färbung: Toluidinblau-Pyronin.

mung der vorderen Wand folgend, die Oberlippe zentral durchläuft (Abb. 6, 8, 9; Tafel 3c, d).

Von der vorderen Oberlippenwand schiebt sich eine längliche Anhangsdrüse schräg nach distal durch die vordere Wand des medianen Drüsenkanals in den



ausführenden Gang ein. Sie ist einzellig und wird von einer Basalmembran umhüllt. Ihr Inneres ist mit unregelmäßig geformten Vesikeln elektronendurchlässigen, leicht flockigen Inhalts gefüllt, die sich offenbar in das Lumen des medianen Drüsenkanals öffnen (Abb. 9; Tafel 3c, d).

Der Zytoplasmafortsatz der medianen Labraldrüse setzt in der Mitte des Oberlippenrandes an der Basis eines von der Kutikula gebildeten dornartigen Fortsatzes an (Abb. 9; Tafel 2b; Tafel 4a). Dieser wird, ähnlich einer Kanüle, von einem Kanal durchzogen, durch den der Drüsenangang etwas unterhalb des zweispitzigen Endes des Doms ausmündet.

Die in großer Zahl (ca. 250) in der Drüsenmasse vorhandenen Zellkerne sind regelmäßig über das Cytoplasma verteilt. Sie sind meist von ovaler, leicht unregelmäßiger Gestalt und besitzen einen großen Nucleolus (Durchmesser ca. 2  $\mu\text{m}$ ; Tafel 3a). Es finden sich hin und wieder auch stark gelappte Kerne, die mehrere kleine Nucleoli aufweisen (Tafel 3a). Ovale Kerne haben einen Längsdurchmesser von 7-8  $\mu\text{m}$ , die gelappten Kerne von etwa 16  $\mu\text{m}$ .

Unregelmäßig im Cytoplasma der Drüsenmasse verstreut finden sich Bereiche mit dicht gestapelten Zisternen des endoplasmatischen Retikulums (ER). Die Anordnung der Membranen und ihr Abstand von ca. 65 nm weisen sie als granuläres ER aus (Tafel 4b).

Die am granulären ER lokalisierten Ribosomen konnten nicht deutlich sichtbar gemacht werden. Dies mag ihre Ursache in der Elektronendichte des Zytoplasmas haben, könnte möglicherweise aber auch auf die Vorbehandlung der Tiere (Fixierung, Kontrastierung) zurückzuführen sein.

An den äußeren Längskanten erweitern sich die Zisternen des granulären ER und schnüren anscheinend sukzessiv großlumige ER-Strukturen in Form von Tubuli und Vesikel ab (Tafel 4b). Diese bilden ein ausgedehntes „aufgeblähtes“ ER-System, deren Hohlräume Durchmesser von 600-800 nm besitzen (Tafel 4c). Sie nehmen den Raum zwischen den Zellkernen und zahlreichen, im Zytoplasma verteilten Golgi-Stapeln fast vollständig ein und drängen das Grundplasma auf einen netzförmigen Raum

zurück. Das ER-System steht deutlich mit der perinukleären Zisterne in Verbindung.

Die oben erwähnten Golgi-Stapel (Tafel 4d) bestehen aus 7-10 relativ stark gekrümmten Zisternen. Kleine Vesikel zwischen der proximalen (konvexen) Seite des Golgi-Stapels (*forming-face*) und des angrenzenden ERs sind als *transitional vesicles* zu deuten. Sie bilden die funktionelle Verbindung zwischen ER und Golgi-Stapel. Von den Zisternenrändern schnüren sich die Syntheseprodukte des Golgi-Stapels in Form von kleinen Bläschen ab. Sie verschmelzen dicht unterhalb der distalen (konkaven) *maturing-face* des Golgi-Stapels zu größeren Vesikeln (Tafel 4d). Diese Vesikel haben einen Durchmesser von ca. 1,1  $\mu\text{m}$  und sind mit homogener, leicht flockiger Sekretgranula gefüllt. Ihr Inhalt entspricht dem des zentralen Kanals, erscheint jedoch dichter kondensiert. Von den Golgi-Stapeln losgelöste, frei im Zytoplasma liegende Vesikel können miteinander fusionieren. Dadurch vergrößert sich ihr Durchmesser bis auf ca. 2  $\mu\text{m}$ .

Die Vesikel konzentrieren sich im Bereich der intrazellulären Kanäle (Tafel 3a, b). Es lassen sich dort Vesikel beobachten, deren Membranen mit der Plasmamembran des Kanals verschmelzen und sich an dieser Stelle ins Lumen vorwölben (Tafel 5a). Dieser Vorgang leitet offenbar die Abgabe des Vesikelinhaltes in das Lumen ein. Einige der Vorwölbungen sind mit Öffnungen versehen (Tafel 5 b). In diesen Fällen zeigt sich das deutliche Bild einer Exocytose. In der Übersichtsfärbung wurde der Inhalt des Zentralkanals und des Reservoirs durch den sauren Farbstoff Orange-G intensiv gelb gefärbt, was auf proteinhaltige Stoffe schließen lässt.

Parallel unter der das Kanallumen begrenzenden Membran finden sich plattenartige Cytoplasmaverdichtungen mit einer Dicke von ca. 70 nm (Tafel 3b; Tafel 5a, b). Diese elektronendichte Schicht weist an mehreren Stellen Unterbrechungen auf. An einigen Stellen ragen sie, von der Plasmamembran umgeben, ins Lumen ein. Die gleichen Cytoplasmaverdichtungen finden sich auch im ausführenden Kanal (Tafel 3c, d; Tafel 4a).

#### 4.2.2. Laterales Labraldrüsenpaar

Jede Drüse besteht aus 4 langgestreckten, gleichartigen Zellen mit einer Länge von je 190-230  $\mu\text{m}$ . Sie besitzen eine breite Basis und verengen sich zum apikalen Pol hin. Die Drüsenzellen liegen mit ihren Längsseiten aneinander und sind rosettenartig um ein gemeinsames Lumen angeordnet, das sich im unteren Bereich vergrößert (Abb. 10). Apikal setzt der Drüsenausführgang mit einer trichterartigen Erweiterung an. Er verengt sich zu einem schmalen Kanal, der lateral in die Oberlippe zieht. Hier läuft er seitlich des medianen Drüsenkanals nach distal (Tafel 3c) und mündet durch die Kutikula in den Spaltraum zwischen Ober- und Unterlippe (Abb. 9; Tafel 7a). Entsprechend verläuft der zweite Kanal auf der gegenüberliegenden Seite. Der ganze Drüsenkomplex - mitsamt Ausführung - wird von einer deutlichen Basallamina umhüllt.

Jede einzelne Drüsenzelle enthält 30-40 ovale Zellkerne (Durchmesser ca. 7,6  $\mu\text{m}$ ; Tafel 5c) mit je einem Nukleolus (Durchmesser: 1,1-1,4  $\mu\text{m}$ ), die in einem basal gelegenen Kernfeld konzentriert sind. Dort finden sich auch zahlreiche Golgi-Stapel. Im Bereich ihrer konkaven Oberfläche befinden sich mit elektronendurchlässiger, homogener Granula gefüllte Vesikel, die anscheinend zu grösseren Vakuolen gleichen Inhaltes verschmelzen (Tafel 5c). Diese Vakuolen mit Durchmessern von 4 - 12  $\mu\text{m}$  liegen dicht an dicht und nehmen den weitaus größten Teil der Zelle ein. Durch Auflösungsprozesse benachbarter Membranen kommt es oft zum Verschmelzen zweier oder mehrerer Vakuolen. Häufig liegen den Vakuolen hantelförmig geformte Mitochondrien dicht an (Tafel 5d). Der Vakuoleninhalt gelangt, zusammen mit Zellplasma und -membranen, durch Öffnen der Zellmembran und Aufplatzen der Vakuolen in das gemeinsame Lumen (Tafel 6a, b).

Das endoplasmatische Retikulum (ER) jeder einzelnen Drüsenzelle ist gut entwickelt. Es nimmt als ein System tubulärer Hohlräume - dem typischen Aufbau von granulärem ER - den Raum zwischen den beschriebenen Zellstrukturen ein (Tafel 5d). Der Durchmesser der Tubuli schwankt zwischen 100 und 150 nm. Einige endoplasmati-

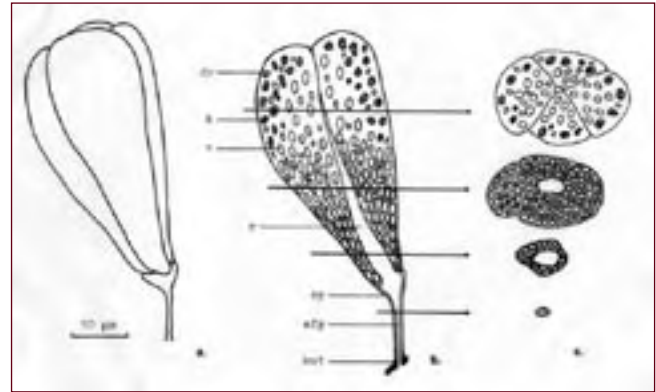


Abb. 10: Laterale Labraldrüse. a. räumliche Darstellung des Drüsenkomplexes; b. Längsschnitt durch die Drüse; c. Querschnitte in verschiedenen Ebenen, b und c nach Semidünnschnitten, 0,75  $\mu\text{m}$ ; Toluidinblau-Pyronin.

sche Zisternen des granulären Typs finden sich im basalen Bereich der Zelle, nahe der Zellmembran.

Die Kanalwand der Drüsenausführgänge wird von einem dünnen (0,2 - 0,4  $\mu\text{m}$ ) Plattenepithel gebildet, welches in starke Längsfalten gelegt sein kann (Tafel 6 c). Auf diese Weise wird das Lumen manchmal fast bis zum völligen Verschwinden eingengt. Die lateralen Kontaktflächen der Epithelzellen sind ineinander verschlungen und zeigen apikal großflächige Haftstrukturen von der Art der Zonulae occludentes. Im unteren Bereich des ausführenden Ganges ist das der Oberlippenwand zugewandte Epithel mit einem elektronendichten Material ausgefüllt (Tafel 6d). Der letzte Teil wird über eine Strecke von ca. 23  $\mu\text{m}$  von einer chitinigen Intima ausgekleidet.

Jeder laterale Drüsenang wird von zwei langgestreckten Drüsenzellen begleitet (Abb. 9), die ihr Sekret möglicherweise in den unteren Teil des Drüsenanges sezernieren. Dies kann jedoch nicht eindeutig nachgewiesen werden. Während die eine Drüsenzelle mit runden, elektronendichten Sekretvakuolen angefüllt ist, enthält die andere unregelmäßig geformte Vakuolen mit elektronenarmen Inhalt (Tafel 3c, d; Tafel 6c, d).

## 4.3. Verdauungskanal

### 4.3.1. Vorderdarm

#### 4.3.1.1. Siphon und Pharynx

Der Vorderdarm unterteilt sich in Siphon, Pharynx und Oesophagus (s. Kap. 4.3.1.2.). Als Siphon bezeichnet man den ventral gelegenen, ellipsoiden Mundkegel von *Scottomyzon gibberum* (Tafel 2b). Er setzt sich aus einer dicken, kappenförmigen Oberlippe (Labrum) und der etwas schmaleren, schaufelförmigen Unterlippe zusammen (Labium - nicht homolog dem Labium der Hexapoda).

Ober- und Unterlippe verwachsen etwa auf halber Höhe des Siphons miteinander. An dieser Stelle schieben sich die seitlich des Siphons inserierenden Mandibeln von außen in den Spaltraum zwischen Ober- und Unterlippe und verlaufen eine kurze Strecke in diesem. Sie sind hier in eine Längsrinne der Unterlippe eingebettet. Weiter distal treten sie in den Mundraum ein und berühren sich fast im Bereich der Mundöffnung.

Da die seitlichen Ränder von Ober- und Unterlippe passgerecht aufeinanderliegen, und die Unterlippe zudem von einer Chitinleiste der Oberlippe eingefasst wird, kann der Mundraum zu den Seiten hin fest verschlossen werden (vergl. Tafel 7a). Es liegt faktisch eine Röhre vor, die sich erst an der Spitze des Siphons öffnet. Im distalen, gespaltenen Bereich des Siphons befindet sich die geräumige Mundhöhle (Atrium), die sich proximal - im Bereich der Verwachsung von Ober- und Unterlippe zum Pharynx vereinigt. Dieser hat im Querschnitt eine flach U-förmige Gestalt (Konkavität nach vorne gerichtet - Tafel 7b).

Die vordere Unterlippenwand (bzw. hintere Pharynxwand) ist mit einer ca.  $1,2 \mu\text{m}$  dicken Kutikula bedeckt, die in Endo-, Exo- und Epikutikula unterteilt ist und einen stabilen Eindruck macht. Im Bereich des Atriums verdickt sich die Kutikula auf ca.  $4,5 \mu\text{m}$  und verbreitert sich nach lateral unter die, in diesem Bereich

relativ dünne ( $0,6 \mu\text{m}$ ) Kutikula, zu einer Chitinlamelle (Tafel 7c).

Die vordere Pharynxwand ist deutlich dünner ( $0,5 \mu\text{m}$ ) als die hintere Wand (Tafel 7b). Sie besteht aus einer medianen und zwei seitlichen längsverlaufenden Kutikulaleisten, die sich aus Endo-, Exo- und Epikutikula zusammensetzen. Sie sind über Chitinbereiche, die sich durch das Fehlen der Exokutikula - ein normalerweise formgebendes und stabilisierendes Element in der Kutikula - auszeichnen, verbunden und stellen offenbar ein flexibles Element dar, über das die oben beschriebenen Chitinleisten gelenkartig miteinander verbunden sind.

Durch Kontraktion der fast ausnahmslos an der medianen Kutikulaleiste befestigten Pharynxmuskulatur (s. u.) kann das schmale, gebogene Lumen des Pharynx anscheinend stark vergrößert werden und -theoretisch - eine fast kreisförmige Gestalt annehmen (Abb. 11).

Dieser Zustand ist in den Querschnittpräparaten des Siphons nicht gefunden worden. Die median ansitzenden Muskelbündel waren stets entspannt. Jedoch lassen die Ansatzstelle der Pharynxmuskulatur und die Ausbildung der vorderen Pharynxwand keine andere Interpretation der Funktionsweise zu.

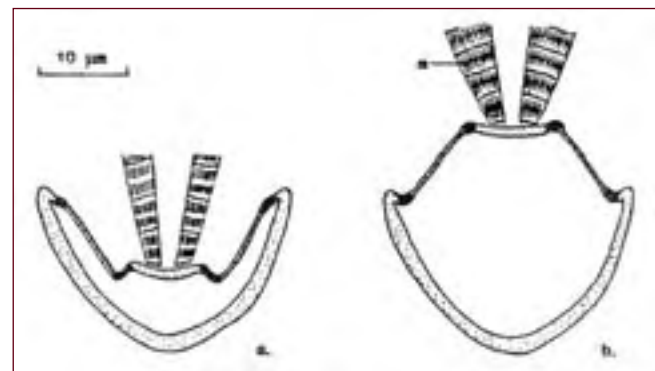


Abb. 11: Querschnitt durch den Pharynx mit ansitzenden Dilatator-muskeln (m). Nach einer TEM-Aufnahme gezeichnet. b: Konstruierter Pharynxquerschnitt bei kontrahierten Dilatator-muskeln.

#### 4.3.1.1.1. Oberlippe

Das Innere der Oberlippe wird - neben den Ausführungsgängen der Labraldrüsen - von einer stark entwickelten Muskulatur geprägt. Es finden sich insgesamt 10 Muskelpaare, die der Seiten- und Vorderwand der Oberlippe zu beiden Seiten ihrer Mediane entspringen und an der Vorderwand des Pharynx, bzw. der Mundhöhle ansetzen. Sie sind ihrer Funktion nach Dilatatoren und werden der Einfachheit halber von distal nach proximal nummeriert. Die genaue Anordnung der Muskeln ist der Abbildung 8 zu entnehmen.

Die am weitesten distal gelegenen zwei Muskelpaare - Dilatatoren 1 und 2 - verlaufen etwa von der Mitte der

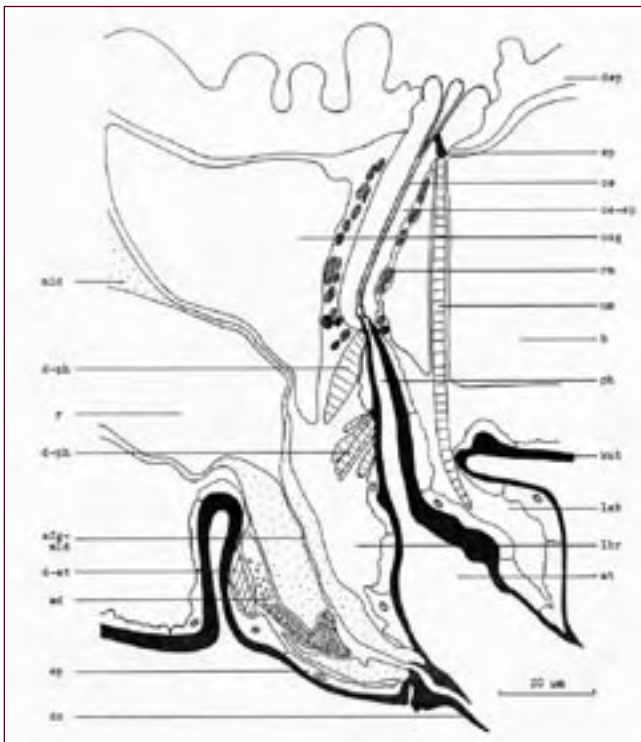


Abb. 12: Sagittalschnitt (median) durch Siphon und Vorderdarm. Semi-dünnschnitt, 0,75 µm; Toluidinblau-Pyronin.

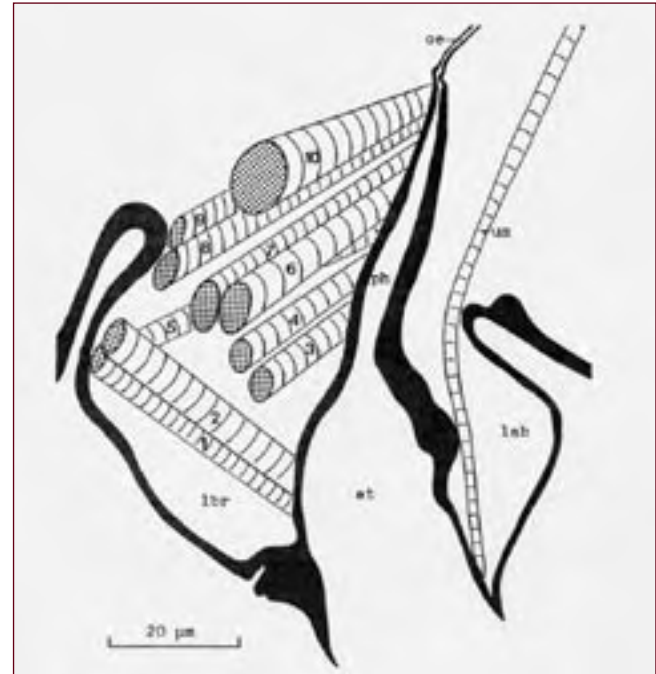


Abb. 13: Seitenansicht des Siphons, schematisch. Dargestellt sind die links neben der Mediane liegenden Muskeln. Die Dilatatoren des Atriums (1,2) und des Pharynx (3-10) sind von distal nach proximal nummeriert.

Oberlippe nach distal zur Oberlippenspitze und setzen an der Wandung des Atriums an. Sie ermöglichen offenbar Bewegungen der Oberlippenspitze.

Die übrigen Dilatatoren (3 bis 10) ziehen nach postero-proximal zum Pharynx. Dilatatoren 3, 4, 6, 7 und 10 inserieren an der Seitenwand der Oberlippe, Dilatatoren 5, 8 und 9 an der Vorderwand, nahe der Medianen. Während die Dilatatoren 3 bis 9 an der medianen Chitineleiste der vorderen Pharynxwand (s. o.) ansetzen, heftet sich das kräftige Muskelpaar 10 an die seitlichen Ränder des Pharynx.

Den Dilatatoren 8, 9 und 10 muss besondere Aufmerksamkeit gelten. Sie inserieren gemeinsam direkt unterhalb der Knickstelle zwischen Pharynx und Oesophagus. Im

mikroskopischen Bild erscheint bei schmaltem Pharynxlumen Muskelpaar 10 kontrahiert, 8 und 9 dagegen entspannt. Die Muskelanordnung ermöglicht eine antagonistische Wirkungsweise: Kontraktion der Dilatatoren 8 und 9 bewirkt eine Erweiterung des Pharynxlumens, Kontraktion von Muskelpaar 10 dagegen eine Verengung.

#### 4.3.1.1.2. Unterlippe

In der Unterlippe findet sich nur ein dünnes, eng aneinander liegendes Muskelpaar. Es inseriert an der hinteren Mundraumwand in der Spitze der Unterlippe, durchzieht sie der Länge nach und bohrt sich durch das Bauchmark (Abb. 12, 13; Tafel 7b, c). Beide Muskelbündel heften sich an einen Chitinfortsatz (Apodem), der der hinteren Oesophagus-Intima kurz vor der Einmündung in den Mitteldarm ansitzt.

In der oberen Hälfte der Unterlippe liegen 2 Drüsenzellen (Labialdrüsen), deren basale Teile median fast zusammenstoßen (Abb. 14). Sie ziehen nach antero-lateral und münden - das Tier von vorn gesehen - hinter den leicht eingesenkten Mandibeln, noch oberhalb der Mundspalte, durch die Kutikula nach außen aus. Ihr Zellkern ist sehr groß und langgestreckt (es wurden Längen bis zu 20  $\mu\text{m}$  gemessen - Tafel 7b). Er liegt basal und enthält mehrere Nukleoli. Im apikalen Bereich der Zelle konzentrieren sich zahlreiche unregelmäßig geformte Vesikel, die feinkörnige Sekretgranula enthalten.

#### 3.3.1.2. Oesophagus

Der Oesophaguskanal (Abb. 12) ist ca. 55  $\mu\text{m}$  lang und wird von einer dünnen Kutikula ausgekleidet. Diese ist nur 0,1  $\mu\text{m}$  dick und deutlich in Epi-, Endo- und Exokutikula unterteilt. Die Kutikula bildet 4-5 größere Längsfalten, die das Lumen sehr stark einengen und weit in die umgebene Epithelschicht hineinragen (Abb. 15).

Die lateralen Zellgrenzen der Epithelzellen sind stark ineinander verzahnt und unregelmäßig angeordnet. Sie sind daher schwer zu erkennen und treten meist nur bruchstückhaft in Erscheinung. Im Epithel fallen drüsenartige

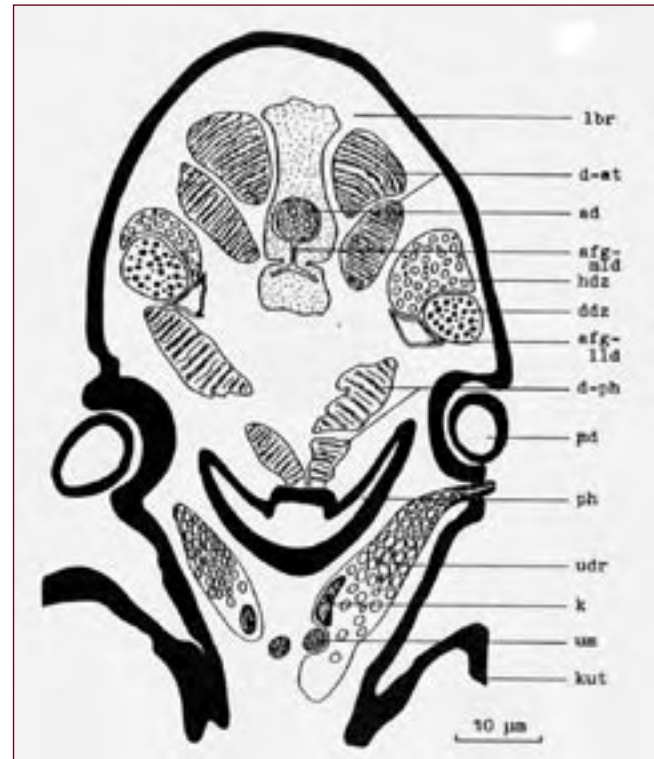


Abb. 14: Querschnitt durch den proximalen Siphon. Semidünnschnitt, 0,75  $\mu\text{m}$ ; Toluidinblau-Pyronin.

Bereiche mit parallel angeordneten ER-Zisternen auf, die in engem Kontakt zu großen Vakuolen mit elektronendurchlässigem Inhalt stehen.

Das Epithel ist von einer Basallamina umgeben. Auf diese folgt eine Bindegewebsschicht, in welcher quergestreifte Ringmuskelbündel eingebettet sind. Sie begleiten den Oesophagus mit kleinen Unterbrechungen auf seiner ganzen Länge. Dilatatormuskeln sind in diesem Bereich nicht vorhanden. Vom Oesophagusrand ragen kurze, voluminöse Fortsätze in das Darmlumen hinein, die die Oesophagusöffnung abdecken (Tafel 7d).

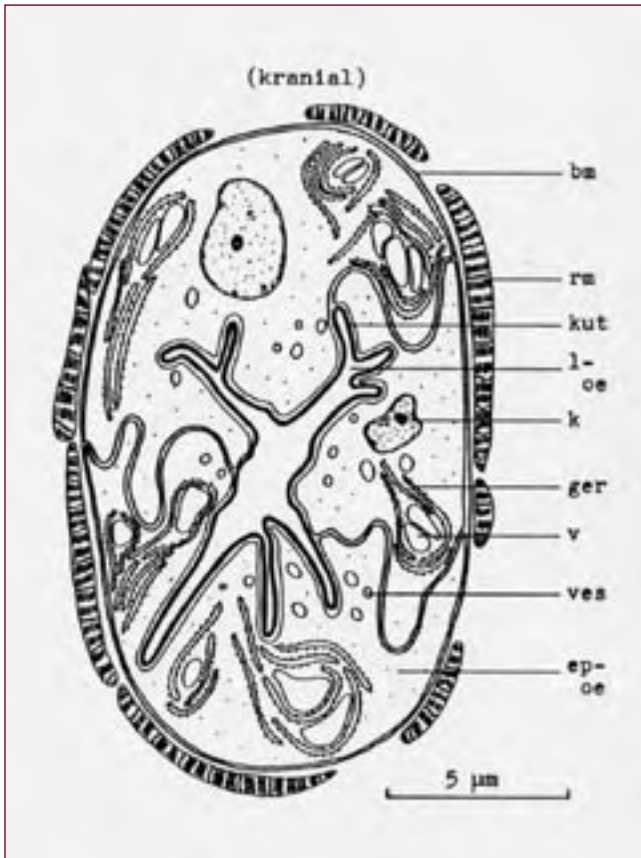


Abb. 15: Oesophagus, quer. Zeichnung nach einer TEM-Aufnahme.

### 4.3.2. Mitteldarm

#### 4.3.2.1. Vorderer Mitteldarm

Das gesamte Epithel des vorderen Mitteldarmes ist lumenwärts mit einem Mikrovillisaum versehen. Die basale Epithel-Oberfläche wird von einer durchgehenden Basallamina bedeckt. Es finden sich nirgendwo Anhangsdrüsen (Hepatopankreas, Mitteldarmdrüse) oder gesonderte Drüsenfelder.

Das Epithel setzt sich aus drei verschiedenen Zelltypen - B-Zellen (Blasenzellen; vergl. JAKOBS, 1928), D-Zellen (dunkle Zellen) und Zellen eines 3. Typs mit stark gelappten Kernen - zusammen, die regelmäßig über das Epithel, auch das der Coeca verteilt sind (Abb. 16). Die Zellen des 1. Typs, die in Anlehnung an ähnliche Zellen im Hepatopankreas von Dekapoden (JAKOBS, 1929) als B-Zellen (Blasenzellen) bezeichnet werden, fallen schon bei lichtmikroskopischer Betrachtung ins Auge. Sie wölben sich weit ins Lumen vor und besitzen eine, im fortgeschrittenen Stadium riesige Zentralvakuole, die durch Toluidinblau stark angefärbt wird.

Die B-Zellen durchlaufen einen Entwicklungsprozess. Sie beginnen als mehr oder weniger kubische Zellen, die in den Zellverband eingegliedert sind (Tafel 8a). Im Innern dieser Zellen finden sich wenige Vakuolen (Durchmesser ca.  $3,0 \mu\text{m}$ ), die sich vergrößern und zu einer Zentralvakuole verschmelzen. Im weiteren Entwicklungsverlauf schwillt diese Vakuole bis zu einem maximalen Längsdurchmesser von etwa  $25 \mu\text{m}$  weiter an (Tafel 8b). In diesem Stadium ragt die Zelle (Höhe ca.  $30 \mu\text{m}$ ) weit ins Darmlumen hinein, wobei sie jedoch mit der Basallamina in Verbindung bleibt. Das Zytoplasma ist bis auf einen dünnen Saum, der die Zentralvakuole apikal mit einer Dicke von ca.  $1,6 \mu\text{m}$  umgibt, im basalen Bereich konzentriert. Im Endstadium wird die Vakuole mitsamt Zytoplasmasaum in das Lumen abgegeben und ausgeschieden. Man findet sie im Lumen des vorderen und hinteren Mitteldarms (Tafel 11b, c) und des Enddarms vor.

Der Zellkern der B-Zellen ist abgeflacht und liegt im basalen Bereich der Zelle. Er ist von ER-Zisternen umgeben. Sein Verbleib nach Abstoßen der Vakuole konnte nicht geklärt werden. Er findet sich jedoch nicht im Zytoplasmasaum der im Lumen befindlichen Vakuole. Es sind in den letzten Entwicklungsstadien der B-Zellen auch keine degenerativen Erscheinungen am Zellkern zu beobachten.

Das Innere der membranbegrenzten Zentralvakuole ist elektronendicht und homogen. Es wird durch Alkohol gelöst und lagert bei Behandlung mit  $\text{OsO}_4$ , reduziertes

Osmium an. Diese Eigenschaften deuten auf ungesättigte lipidartige Verbindungen in der Zentralvakuole hin.

Die freie Oberfläche der B-Zellen ist mit relativ wenigen kurzen ( $0,2-0,3 \mu\text{m}$ ) Mikrovilli ausgestattet (Tafel 8c, d). Der Durchmesser des einzelnen Mikrovillus beträgt  $0,07-0,10 \mu\text{m}$ . Ihr Inneres wird axial von einem Filamentebündel durchzogen ( $\varnothing$  ca.  $24 \text{ nm}$  - Tafel 8c).

Zwischen den Mikrovilli finden sich Pinocytose-Einstülpungen der apikalen Plasmamembran, die sich als kleine Bläschen ins Zytoplasma ab schnüren (Tafel 8c). Sie sind mit Darminhalt gefüllt und haben einen mittleren Durchmesser von  $0,1 \mu\text{m}$ . Zwischen der apikalen Cytoplasmamembran und der Zentralvakuole erkennt man größere Vesikel (Durchmesser:  $0,4-2,0 \mu\text{m}$ ) mit gleichem Inhalt, von denen einige der größeren mit der Zentralvakuole in Kontakt stehen (Tafel 9a, b). An der Kontaktfläche findet sich auf Seiten der Zentralvakuole aufgelockerte und flockige Substanz.

In der unteren Hälfte der B-Zelle liegen der Zentralvakuole elektronendurchlässige Vakuolen mit Durchmessern zwischen  $2,0$  und  $3,0 \mu\text{m}$  an, die meist einen elektronendichten Körper enthalten (Tafel 8a, b). Bei „älteren“ B-Zellen kommt es öfters zur Auflösung der Membranen aneinanderliegender Vakuolen und zu deren Verschmelzung.

Die Zellen des zweiten Typs sollen wegen ihres sehr elektronendichten Zytoplasmas als „D-Zellen“ (dunkle Zellen) bezeichnet werden. Sie haben normalerweise kubische Zellform (Zellhöhe ca.  $10-12 \mu\text{m}$ ), sind in ihren

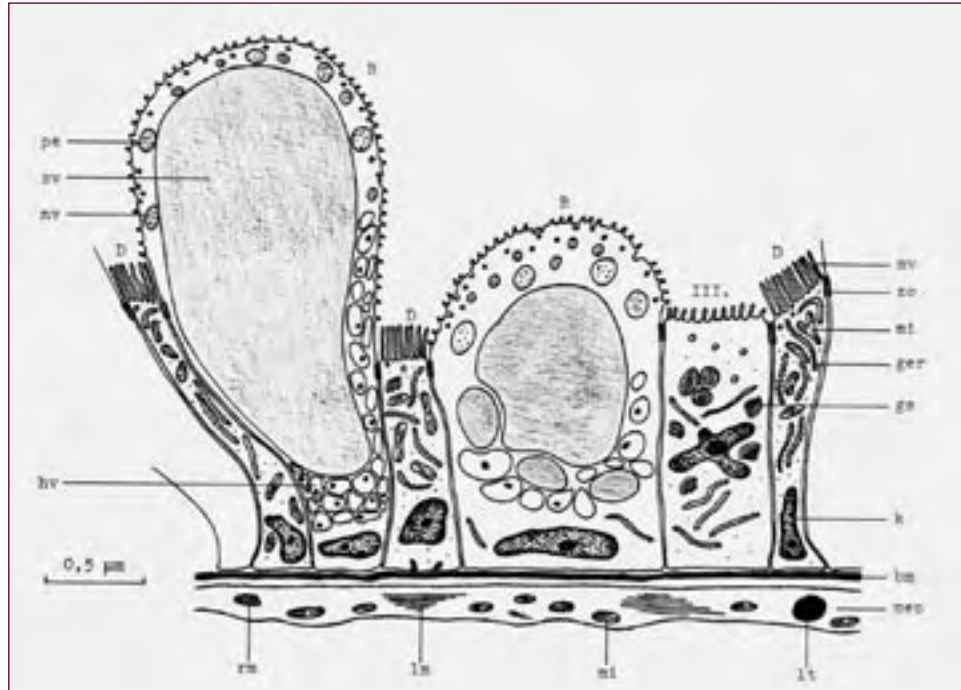
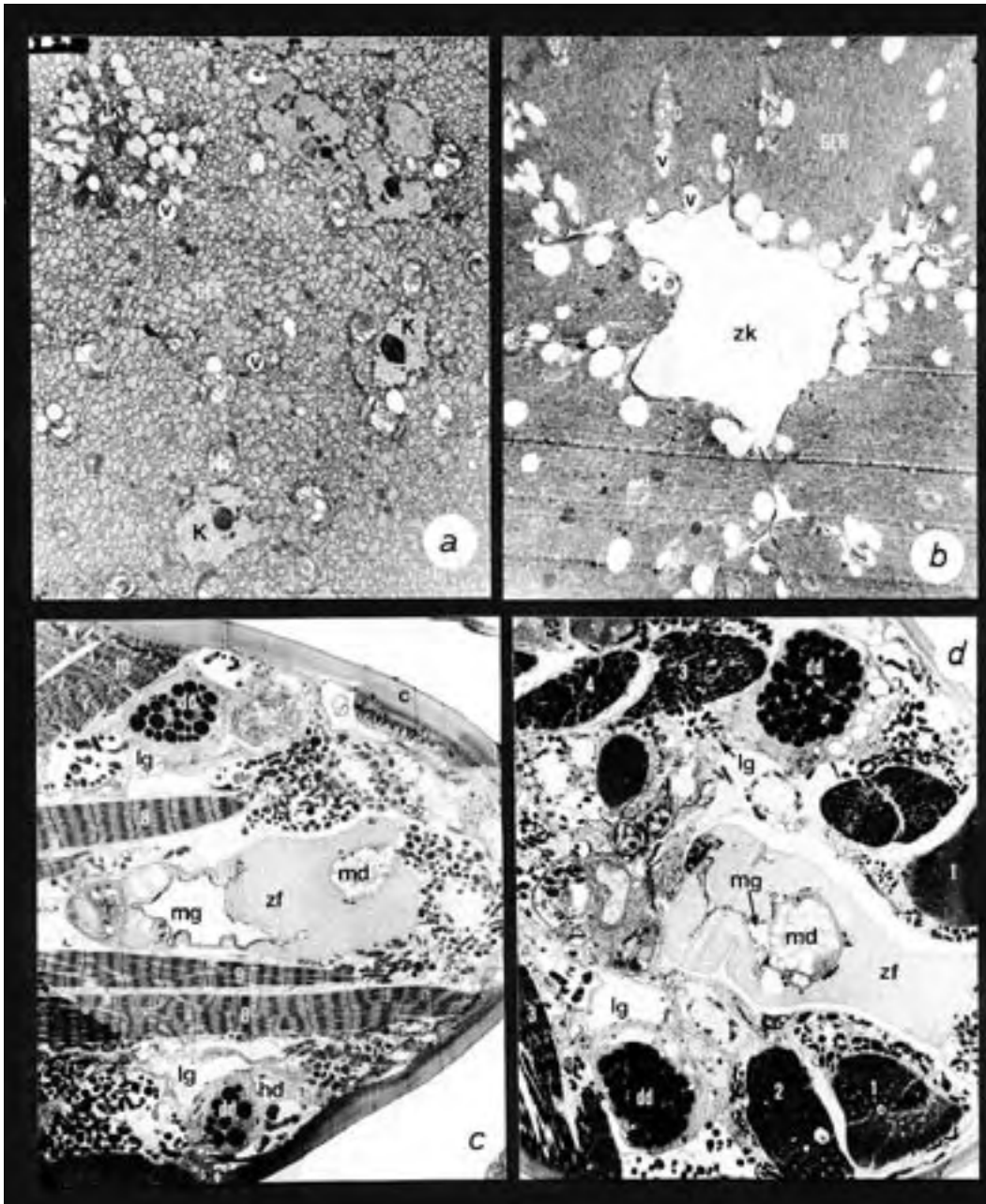


Abb. 16: Darstellung der Zelltypen des vorderen Mitteldarmepithels. (B) B-Zellen; (D) D-Zellen; (III.) Zelle des 3. Typs. Zeichnung nach TEM-Aufnahmen

Ausdehnungen jedoch recht variabel. Sozusagen eingquetscht zwischen B-Zellen können sie eine schmale, lang ausgezogene Gestalt annehmen (Zellhöhe ca.  $15-20 \mu\text{m}$  -Tafel 9c, d). Der freien Oberfläche der D-Zelle entspringen zahlreiche,  $1,8-2,0 \mu\text{m}$  lange Mikrovilli mit einem Durchmesser von ca.  $0,06 \mu\text{m}$  (Tafel 10a, b, c, d). Der Zellkern ist etwa oval, kann jedoch - durch Einwirkung der B-Zellen - stark verformt sein. Er liegt im unteren Drittel der Zelle. Die obere Hälfte der Zelle ist besonders reich an Mitochondrien, die zum Teil eine Länge von  $2,3 \mu\text{m}$  erreichen und verzweigt sein können (Tafel 10b, c). Die D-Zelle besitzt ein außerordentlich stark entwickeltes granuläres ER (Tafel 10d), das offenbar für die Elektronendichte dieses Zelltyps verantwortlich ist.



Tafel 3

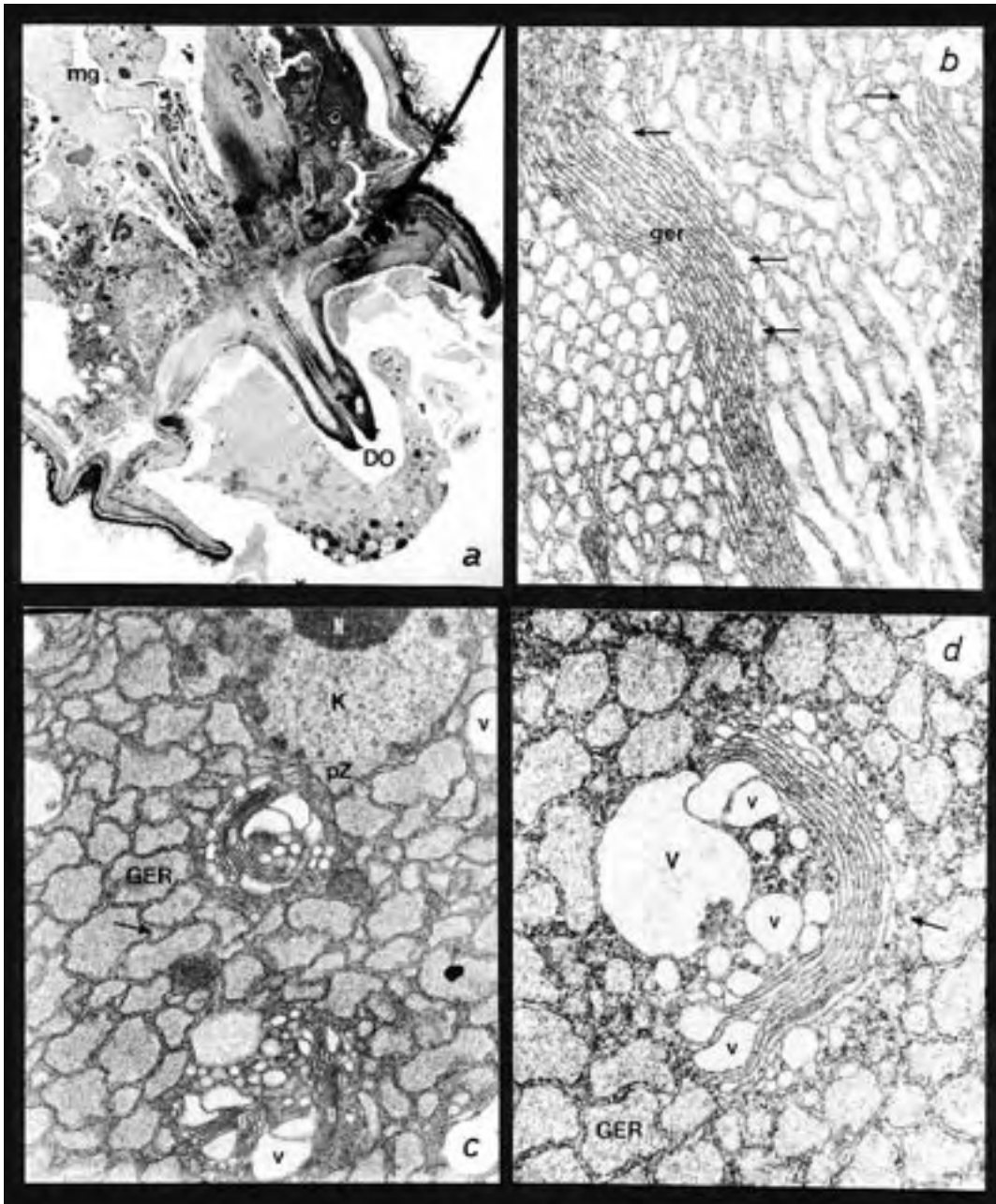
Fig. a: Mediane Labraldrüse. Querschnitt im basalen Bereich des Zellsynzytiums mit ovalen Zellkern (K) und einem gelappten Zellkern (1K); (GER) „aufgequollenes“, granuläres ER; (g) Golgi-Stapel; (v) Sekretvesikel; (ik) intrazellulärer Kanal. (TEM 3200 x).

Fig. b: Mediane Labraldrüse. Frontalschnitt durch den zentralen Kanal (zk) oberhalb des Reservoirs. Abkürzungen wie in Fig. a. (TEM 5400 x).

Fig. c: Querschnitt durch die proximale Oberlippe. In der Mitte liegt der Zytoplasmafortsatz (zf) der medianen Labraldrüse mit Ausführungsgang (mg) und Anhangsdrüse (md). Seitlich davon finden sich die ausführenden Kanäle der lateralen Labraldrüsen (lg) mit Begleitdrüsen (dd, hd). (1-10) Dilatatormuskeln des Vorderdarms (s. S. 24); (c) Kutikula. (TEM 2100 x).

Fig. d: Querschnitt durch die Mitte der Oberlippe. Abkürzungen wie in Fig. c. (TEM 2530 x).





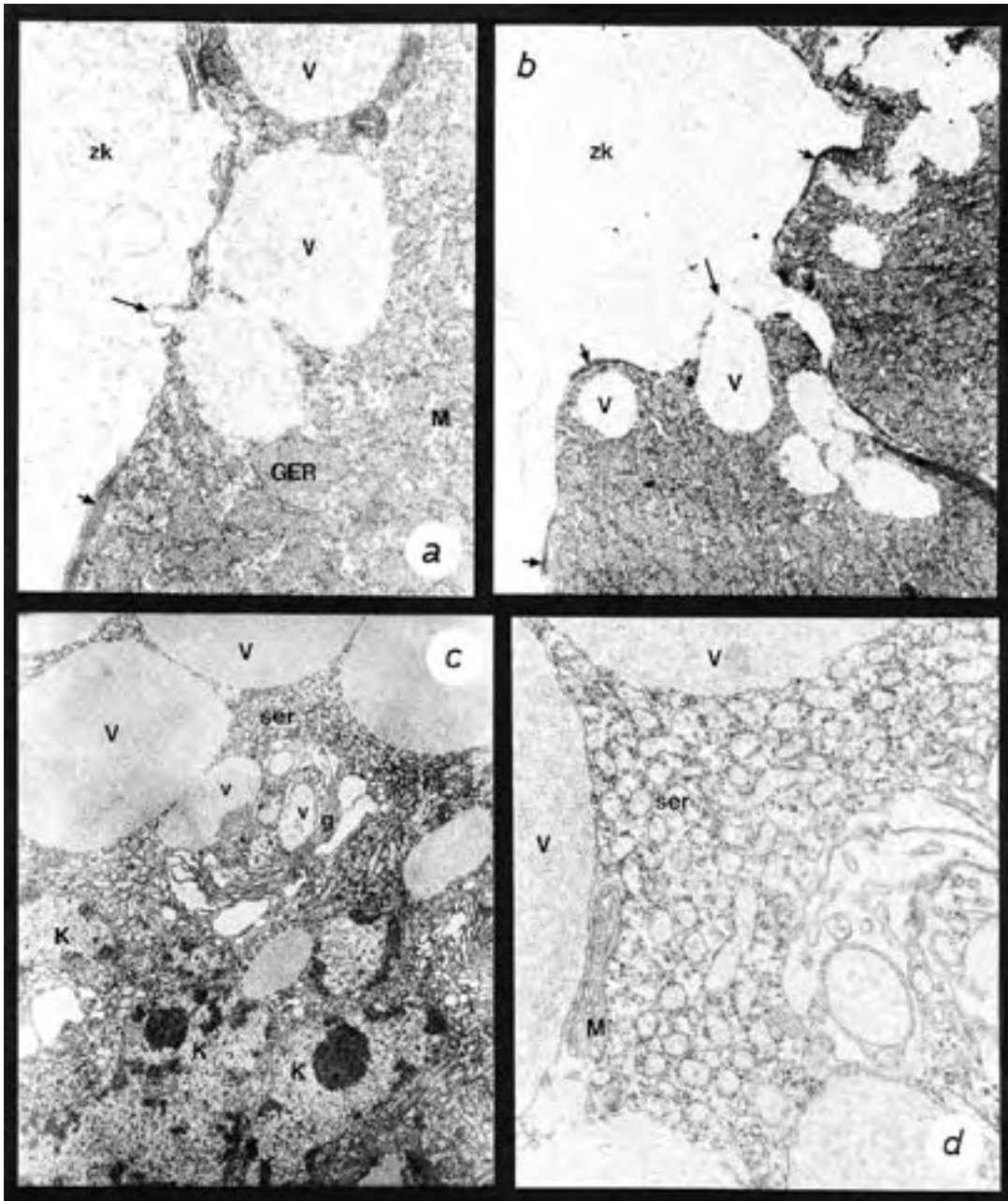
Tafel 4

Fig. a: Längsschnitt durch die distale Oberlippe. (DO) Dornartiger Fortsatz; (mg) medianer Drüsenausführgang. (TEM 3100 x).

Fig. b: Mediane Labraldrüse. Zisternen des granulären ERs (ger), die sich an den Rändern erweitern (Pfeile) und in „aufgeblähtes“ ER übergehen, (m) Mitochondrium. (TEM 16 350 x).

Fig. c: Mediane Labraldrüse. Das „aufgeblähte“ ER (GER) drängt das Grundplasma auf einen netzförmigen Raum (Pfeil) zurück. (pZ) Perinukleäre Zisterne; (K) Zellkern; (N) Nucleolus; (g) Golgi-Stapel; (v) Sekretvesikel. (TEM 15 400 x).

Fig. d: Mediane Labraldrüse, Golgi-Stapel. Kleine Bläschen (v) schnüren sich von den Zisternenrändern ab und verschmelzen unterhalb der konkaven Seite des Golgi-Stapels zu größeren Sekretvesikeln (V). Pfeil: Übergangsvesikel; (GER) „aufgeblähtes“ granuläres ER. (TEM 16 200 x).

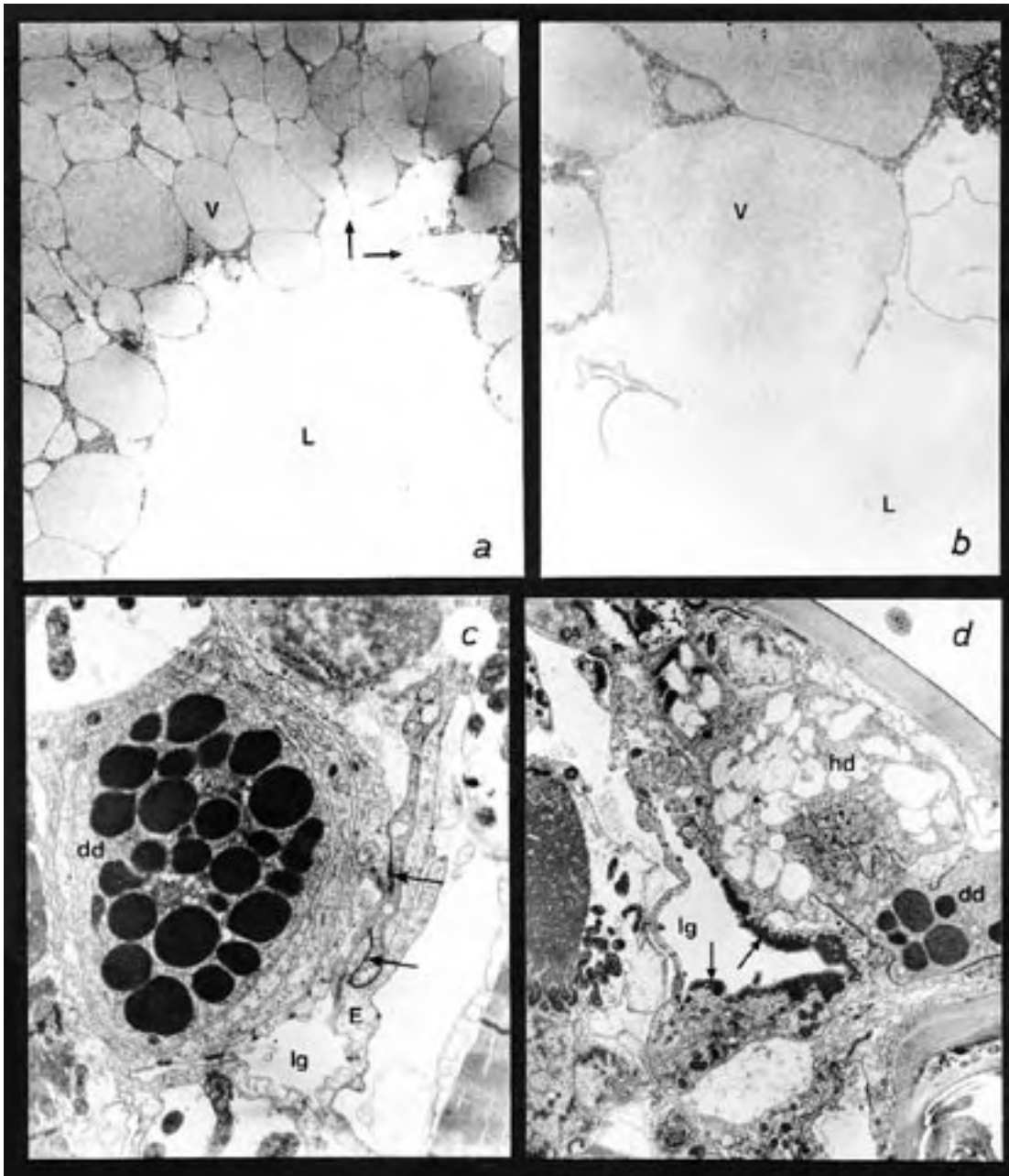


Tafel 5

Fig. a, b: Mediane Labraldrüse, zentraler Kanal quer. Sekretabgabe in den zentralen Kanal (zk) durch eccrine Sekretion (lange Pfeile). (V) Sekretvesikel; (GER) „aufgeblähtes“ granuläres ER; (M) Mitochondrium; kurze Pfeile: Zytoplasmaverdichtungen unter der Plasmamembran. (TEM a: 20 000, b: 10 300 x).

Fig. c: Laterale Labraldrüse, basale Region einer Drüsenzelle. (K) Zellkern; (g) Golgi-Stapel; (v) Sekretvesikel; (V) Sekretvakuole; (ser) agranuläres ER; (M) Mitochondrium. (TEM 8 000 x).

Fig. d: Ausschnitt siehe Fig. c, agranuläres ER. (TEM 31 300 x).

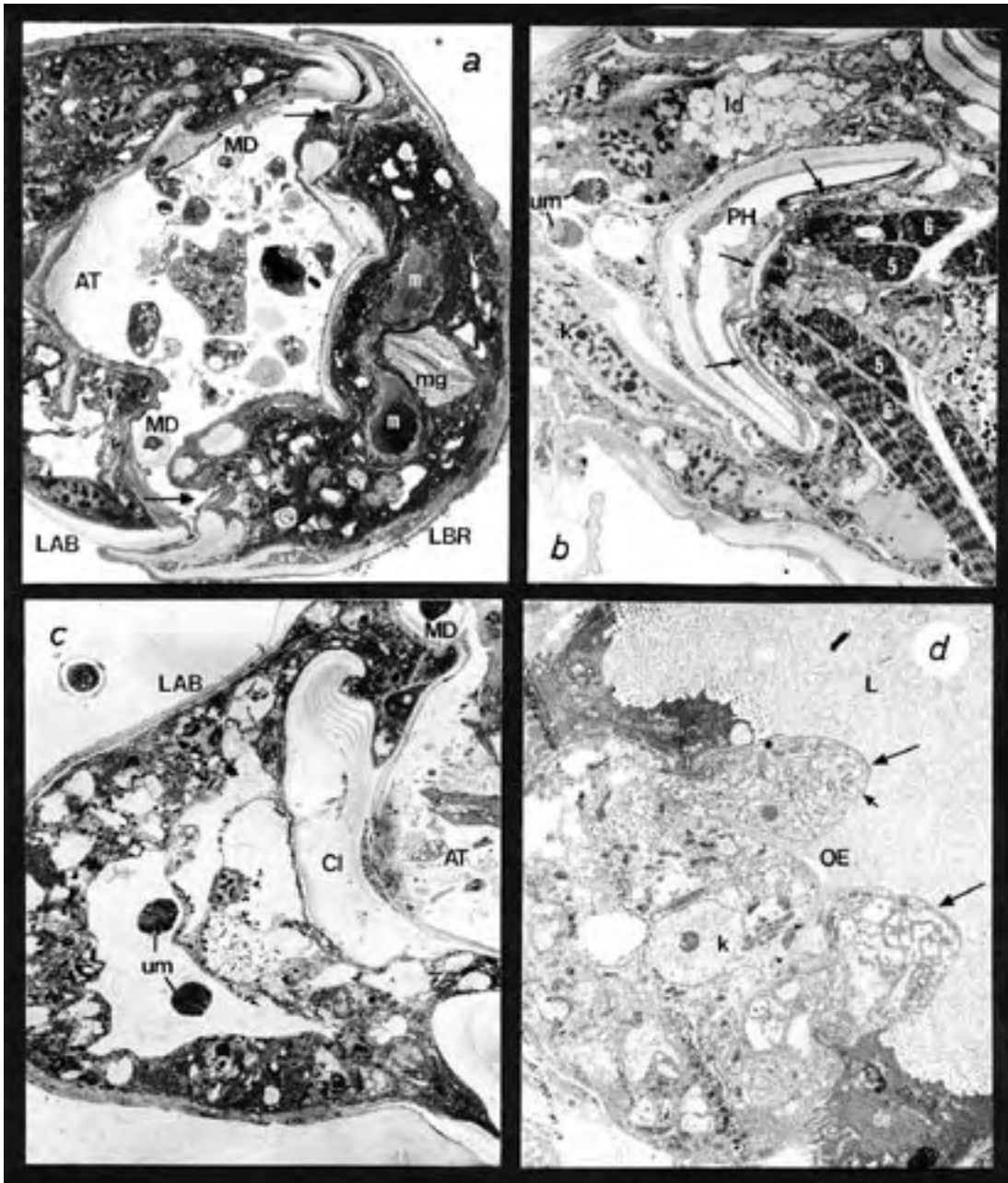


Tafel 6

Fig. a, b: Laterale Labraldrüse; apikale Region einer Drüsenzelle, angefüllt mit Sekretvakuolen (V). Sekretabgabe in das Reservoirlumen (L) nach dem Prinzip der apokrinen Sekretion (Pfeile). (TEM a: 1900, b; 5900 x).

Fig. c: Querschnitt durch den Ausführungsgang der lateralen Labraldrüse (lg) im Bereich der proximalen Oberlippe (siehe Tafel 3 c). (E) Plattenepithel; (dd) Begleitdrüse mit elektronendichten Vesikeln; Pfeile; Zonulae occludentes. (TEM 9730 x).

Fig. d: Querschnitt durch den Ausführungsgang der lateralen Labraldrüse kurz vor der Ausmündung in den Mundraum. Pfeile: elektronendichtes Material im Plattenepithel; (hd) Begleitdrüse mit elektronendurchlässigen Vesikeln; Abkürzungen siehe auch Fig. c. (TEM 6160 x).



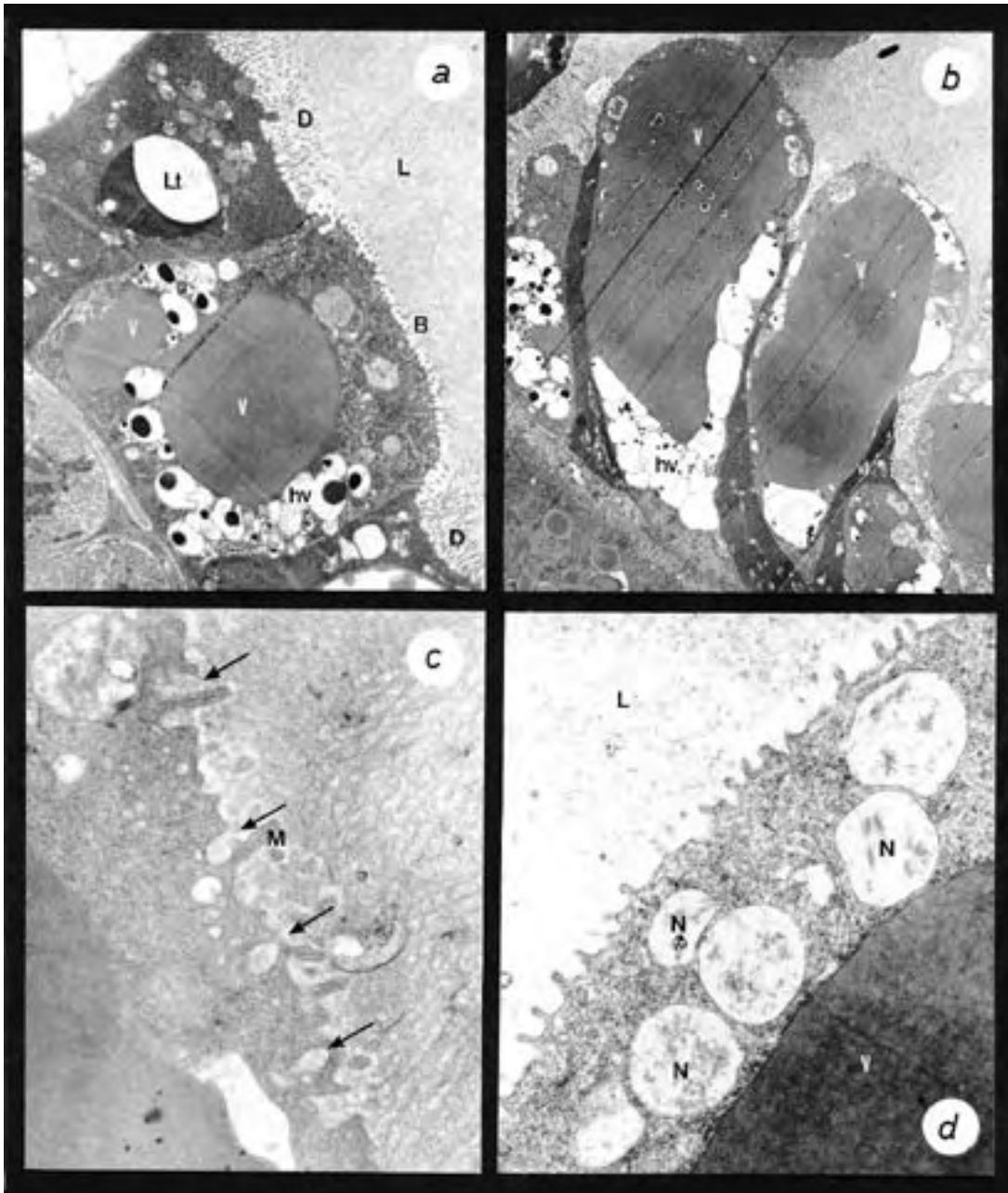
Tafel 7

Fig. a: Querschnitt durch den distalen Siphon im Bereich des Mundraums. Ausmündung der lateralen Labraldrüsengänge durch Pfeile gekennzeichnet. (LBR) Oberlippe; (LAB) Unterlippe; (AT) Mundraum; (mg) Ausführgang der medianen Labraldrüse im Bereich des chitinen Dornfortsatzes; (m) Muskel; (MD) Mandibel. (TEM 2200 x).

Fig. b: Querschnitt durch den proximalen Siphon mit U-förmig gebogenen Pharynx (PH). Beachte die längs verlaufenden Kutikuleisten der vorderen Pharynxwand (Pfeile), die über flexible Chitinbereiche miteinander verbunden sind. (5,6,7) Dilatorermuskeln des Pharynx (s. S. 24); (ld) Labialdrüse; (k) Zellkern der Labialdrüse; (um) Muskelpaar der Unterlippe; (MD) Mandibel. (TEM 2200 x).

Fig. c: Querschnitt durch die Unterlippe im oberen Mundraumbereich, (AT) Mundraum; (MD) Mandibel; (CI) Chitinlamelle; (um) Muskelpaar der Unterlippe. (TEM 2100 x).

Fig. d: Oesophagus/Mitteldarm. Quer- und Frontal-Schrägschnitt durch den Einmündungsort des Oesophagus in den vorderen Mitteldarm. Vom Oesophagusrand ragen kurze, voluminöse Fortsätze (große Pfeile) in das Darmlumen (L) hinein. Das Epithel des Oesophagus ist von einer dünnen Kutikula bedeckt (kleiner Pfeil), (k) Zellkern; (de) Mitteldarmepithel; (OE) Oesophagus-Lumen. (TEM 3700 x)



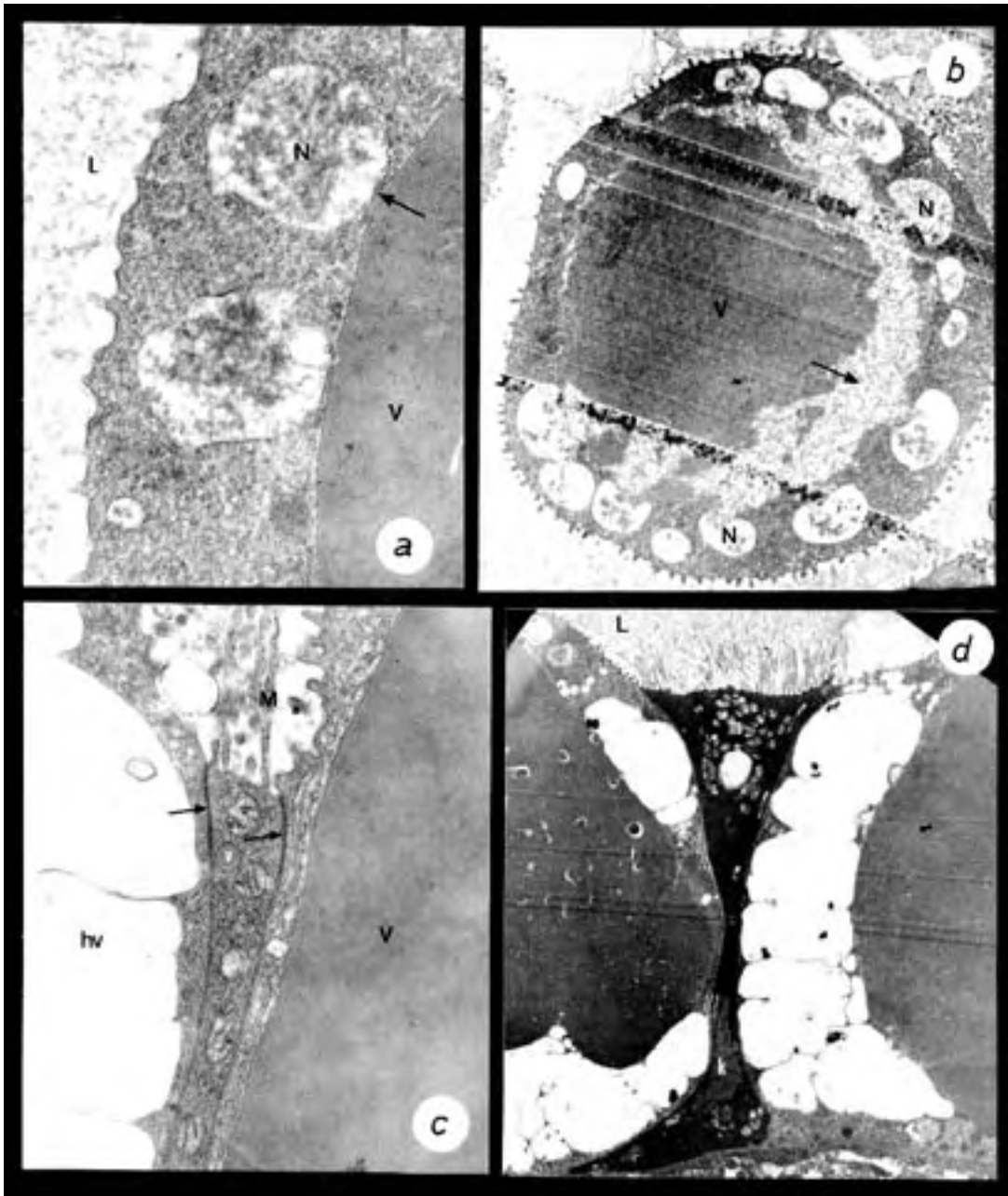
Tafel 8: vorderes Mitteldarmepithel

Fig. a: „Junge“, kubi-  
sche B-Zelle (B) und  
D-Zellen (D). (V) Vaku-  
olen; (Lt) Lipidtropfen,  
teilweise herausge-  
löst; (L) Darmlumen;  
(hv) elektronendurch-  
lässige Vakuolen mit  
dunklen Körpern; Pfeil:  
Sekretvesikel. (TEM  
6900 x).

Fig. b: B-Zellen mit  
stark vergrößerten  
Zentralvakuolen (V);  
zwischen ihnen lie-  
gen stark verformte  
D-Zellen. Abkürzungen  
siehe Fig. a. (TEM  
3600 x).

Fig. c: B-Zelle; apika-  
le Region mit Pino-  
cytose-Einstülpun-  
gen und -Bläschen.  
(L) Darmlumen mit  
längsgeschnittenen  
Mikrovilli einer D-Zel-  
le; (M) Mikrovillus der  
B-Zelle mit axialem  
Filamentebündel; (V)  
Zentralvakuole. (TEM  
27 500 x).

Fig. d: B-Zelle; apikale  
Region. (N) Nahrungs-  
vesikel; (v) Zentralva-  
kuole; (L) Darmlumen.  
(TEM 22 700 x).



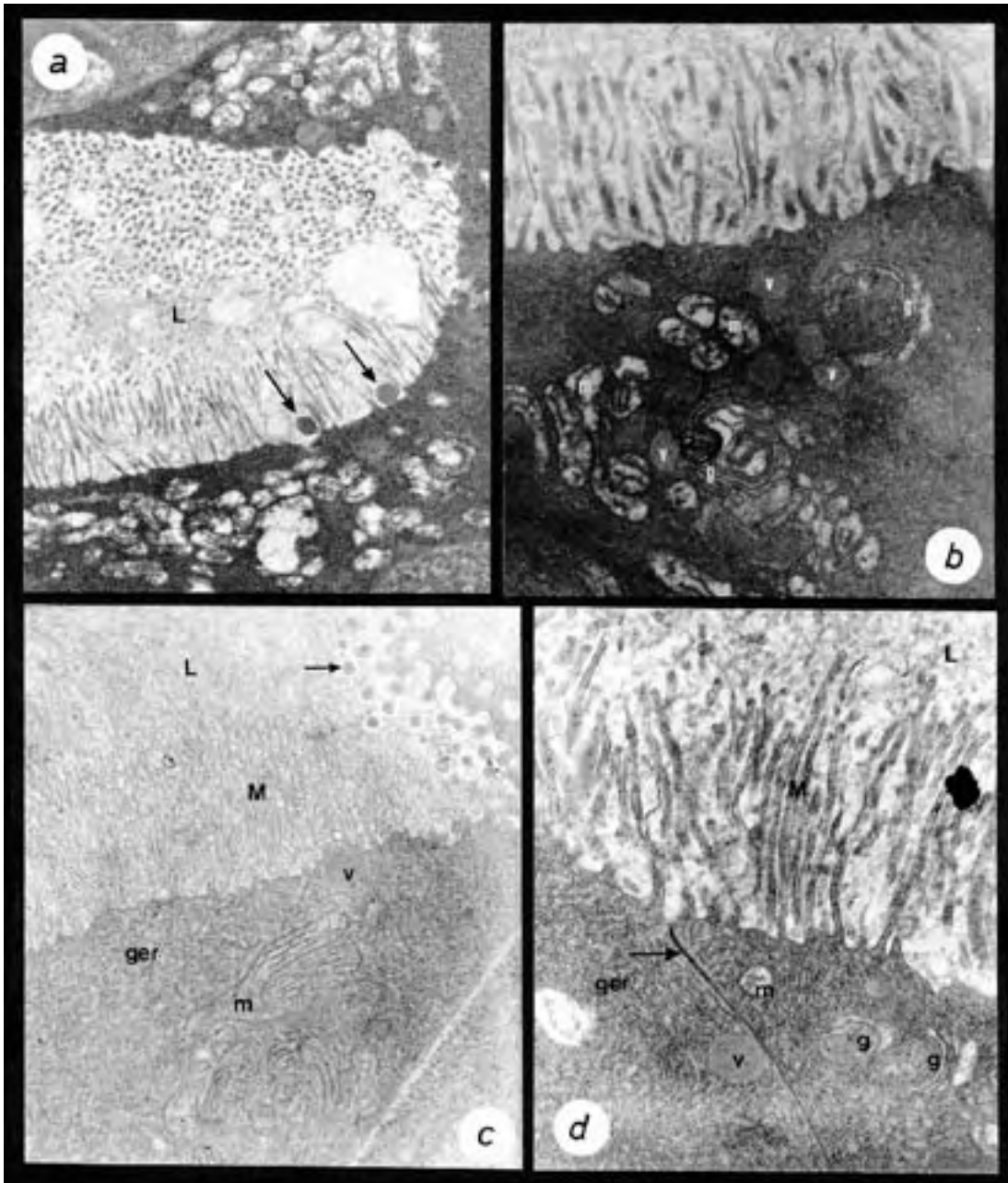
Tafel 9: vorderes Mittdarmepithel

Fig. a: Apikale Region einer B-Zelle. Pfeil: Kontaktbereich zwischen einem Nahrungsvesikel (N) und der Zentralvakuole (V); (L) Darmlumen. (TEM 30 800 x).

Fig. b: Flächenschnitt durch die apikale Region einer B-Zelle. Zahlreiche Nahrungsvesikel (N) stehen mit der Zentralvakuole (V) in Verbindung. Beobachte aufgelockerte und flockige Substanz (Pfeil) auf Seiten der Zentralvakuole. (TEM 8800 x).

Fig. c: Teile zweier B-Zellen; rechts mit membranbegrenzter Zentralvakuole (V), links mit elektronendurchlässigen Vakuolen (hv). Dazwischen liegt die apikale Region einer D-Zelle. Pfeile; apikale Haftkomplexe von der Art der Zonula occludens; (M) Mikrovillus; (m) Mitochondrium; (v) Sekretvesikel. (TEM 26 900 x).

Fig. d: D-Zelle; durch benachbarte B-Zellen stark deformiert. (K) Zellkern; (m) Mitochondrium. (TEM 8400 x).



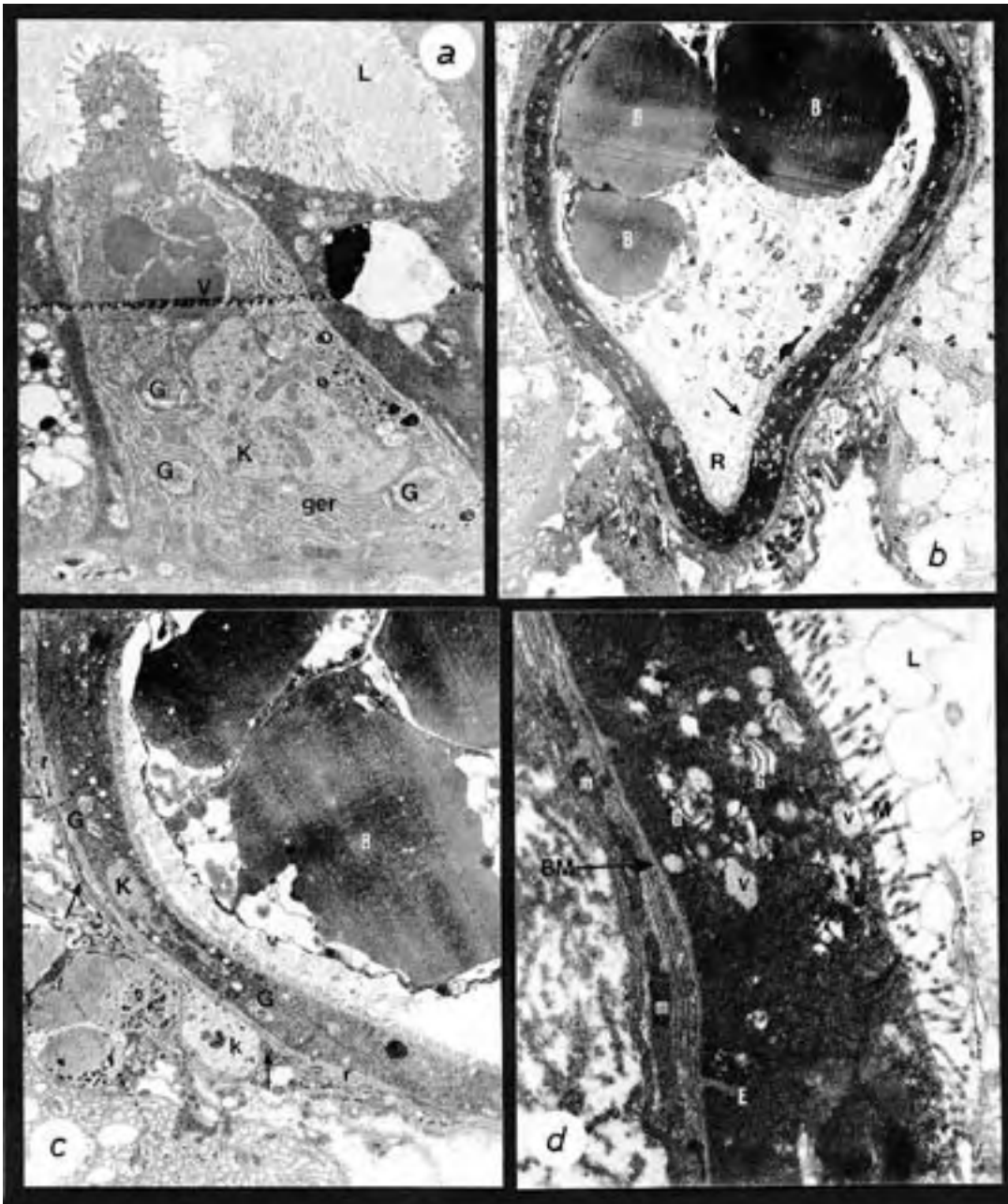
Tafel 10: vorderes Mitteldarmepithel

Fig. a: D-Zellen mit zahlreichen Mitochondrien (m). Beachte blasenartige Ausstülpungen der apikalen Zytoplasmamembran (Pfeile), die Sekretvesikel beinhalten. (L) Darmlumen. (TEM 13 200 x).

Fig. b: Apikale Region einer D-Zelle, (m) Mitochondrium; (g) Golgi-Stapel; (v) Sekretvesikel. (TEM 29 200 x).

Fig. c: Wie Fig. b. (M) Mikrovilli; (L) Darmlumen; (ger) granuläres ER. Rechts oben: Pinocytose-aktive Apikalregion einer B-Zelle mit querschnittenen Mikrovilli (Pfeil), (TEM 19 800 x).

Fig. d: Wie Fig. b und c. Pfeil: Zonula occludens. (TEM 26 000 x).



Tafel 11

Fig. a: Vorderes Mitteldarmepithel: Epithelzelle des 3. Typs mit gelaptem Kern (K). (G) Golgi-Stapel; (ger) granuläres ER; (V) elektronendichte Vakuolen; (L) Darmlumen. (TEM 7900 x).

Fig. b: Hinterer Mitteldarm quer; mit ventraler Längsrinne (R) und Ringmuskulatur (r). Im Darmlumen befinden sich abgestoßene B-Zellen (B) und Nahrungsreste, die von einer peritrophischen Membran (Pfeil) umgeben sind. (TEM 3300 x).

Fig. c: Hinterer Mitteldarm quer; Mitteldarm- und Myoepithel. (K) Zellkern der Darmpithelzelle; (G) Golgi-Stapel; (k) Zellkern der Myoepithelzelle; Pfeile: Mitochondrien; Abkürzungen siehe auch Fig. b. (TEM 4000 x).

Fig. d: Wie Fig. c. (L) Darmlumen; (P) peritrophische Membran; (M) Mikrovilli; (G) Golgi-Stapel; (v) Vesikel; (E) basale Einfaltung; (BM) Basalmembran; (r) Ringmuskulatur; (m) Mitochondrium. (TEM 17 000 x).



In der apikalen Region der Zelle finden sich Golgi-Stapel und elektronendichte Vesikel mit Durchmessern zwischen 0,30 und 0,45  $\mu\text{m}$  (Tafel 10b, c, d). Diese liegen in unmittelbarer Nähe der konkaven Oberfläche der Golgi-Stapel-genaue Beobachtungen sind wegen der Elektronendichte der Zellsubstanz nicht möglich - und oberhalb der Golgi-Stapel, zum Teil direkt unter der apikalen Plasmamembran. Einige dieser Vesikel bilden, von der Plasmamembran umgeben, bläschenartige Ausstülpungen in das Darmlumen (Tafel 10a), die sich ablösen können. Membranreste zwischen den Mikrovilli deuten möglicherweise auf ein Freisetzen des Vesikelinhalts durch Aufplatzen der Bläschen hin.

In der D-Zelle finden sich weiterhin Lipidtröpfchen, die durch die Präparation teilweise herausgelöst sind, und große, membranbegrenzte Vakuolen. Diese sind mit elektronendichter Granula, Zelltrümmern und zu Myelinfiguren aufgerollten Membranresten angefüllt. Die basale Zytoplasmamembran weist einige einfache Einstülpungen auf, die in ihrer Gesamtheit ein schwaches basales Labyrinth bilden.

Zwischen den mengenmäßig etwa gleich verteilten B- und D-Zellen liegen die weit weniger häufigen Zellen des 3. Typs (Tafel 11a). Ihr stark gelappter Kern liegt zentral oder in der unteren Hälfte der kubischen Zelle und enthält einen großen Nucleolus (Durchmesser ca. 1,8  $\mu\text{m}$ ). In der Nähe des Kerns finden sich mehrere Golgi-Stapel und ER-Zisternen. Über dem Kern liegen ein oder mehrere elektronendichte Vakuolen (Durchmesser: 1,4-2,3  $\mu\text{m}$ ) und einige kleinere Vesikel. Die Mikrovilli sind 0,4-1,0  $\mu\text{m}$  lang und haben einen Durchmesser von ca. 0,1  $\mu\text{m}$ . Die Zellgrenzen benachbarter Darmepithelzellen aller drei Zelltypen weisen im apikalen Bereich Haftkomplexe von der Art der Zonulae occludentes auf (Tafel 9c; Tafel 10d). Basalwärts finden sich außerdem punktförmige Kontaktzonen.

Die Basallamina liegt der basalen Zytoplasmamembran dicht an und folgt den Einstülpungen des schwachen basalen Labyrinths im Bereich der D-Zellen. Sie ist unstrukturiert und ca. 70  $\mu\text{m}$  dick. Unter ihr befindet sich eine

dünne Zellschicht, in die ein unregelmäßig angeordnetes Netzwerk von dünnen Längs-, Quer- und anscheinend auch Diagonalmuskelbündel eingelagert ist. Es konnte keine Querstreifung der Muskelbündel festgestellt werden. Weitere Merkmale dieser Zellschicht sind Mitochondrien und gelegentlich eingelagerte Lipidtröpfchen. Zur Körperhöhle hin ist der Darm von einer Bindegewebs-schicht (*Tunica serosa*) umgeben, die im Bereich angrenzender Organe, wie Ovar, Ovarblindsäcke und mediane Labradrüse jedoch fehlt.

#### 4.3.2.2. Hinterer Mitteldarm

Dieser im Querschnitt etwa kreisrund erscheinende Darmabschnitt (Innendurchmesser ca. 22  $\mu\text{m}$ ) mit einer Länge von etwa 110  $\mu\text{m}$  weist im vorderen Bereich eine ventrale, median verlaufende Längsrinne auf (Tafel 11b). Sie verschwindet kurz vor Eintreten in das Abdomen. Das Epithel des hinteren Mitteldarms (Höhe ca 2  $\mu\text{m}$ ) setzt sich aus Zellen eines einzigen Zelltyps zusammen. Sie sind stark abgeflacht und können einander stark überlappen (Tafel 11 c). Ebenfalls abgeflacht ist der Zellkern, der Längsdurchmesser von über 7,5  $\mu\text{m}$  erreicht. Die freie Oberfläche ist mit einem dichten Mikrovillisaum bedeckt, der aus 0,4-0,6  $\mu\text{m}$  langen und 0,06  $\mu\text{m}$  dicken Mikrovilli besteht. Dem Mikrovillisaum liegt eine peritrophische Membran an, die den gesamten Lumeninhalt einschließt, jedoch die ventrale Rinne ausspart. Diese ist mit dicht aneinander liegenden, vesikelartigen Strukturen angefüllt (Tafel 11b).

Im Zytoplasma der Epithelzellen finden sich neben Mitochondrien zahlreiche eigenartig geformte Golgi-Stapel, deren Zisternen einen außergewöhnlich großen Membranabstand aufweisen. Sie bilden offenbar Vesikel, die mit Granula mittlerer Elektronendichte gefüllt sind, und sich ins Darmlumen eröffnen. Granuläres ER ist nicht vorhanden. Die Epithelzellen werden - ähnlich den Epithelzellen des vorderen Mitteldarms - apikal von Haftapparaten zusammengehalten. Die basale Plasmamembran zeigt einige kurze Einstülpungen, denen die Basallamina folgt (Tafel 11d). Diese ist ca. 90  $\mu\text{m}$  dick und besteht

aus mehreren dünnen Schichten. Das Epithel ist in einer dünnen Zellschicht (c.  $0,6 \mu\text{m}$ ) eingeschlossen. In ihr findet sich eine deutliche, quergestreifte Ringmuskelschicht, die dem hinteren Mitteldarm eng anliegt und ihn ganz umgreift (Tafel 11a). Den Ringmuskelfibrillen liegen außen zahlreiche Mitochondrien auf (Tafel 11d). Ebenfalls außen findet sich der ovale, mit flachen Ausläufern versehene Kern, der, eng von der Zytoplasmamembran umhüllt, ins benachbarte Bindegewebe ragt (Tafel 11c). Längsmuskulatur ist nicht vorhanden.

### 4.3.3. Enddarm

Der Enddarm besitzt eine Länge von ca.  $60 \mu\text{m}$  und verläuft durch das stark verkürzte Abdomen. Dieses besteht praktisch nur aus dem Genitalsegment und einem kurzen Analsegment (das 2. Abdominalsegment ist beim erwachsenen Weibchen völlig, das 3. stark reduziert; vgl. RÜTTGER, 1969). Das Enddarmepithel besteht aus flachen, unstrukturierten Zellen mit ovalen Kernen (Längsdurchmesser ca.  $3,8 \mu\text{m}$ ) Es ist lumenwärts mit einer dünnen ( $0,1 \mu\text{m}$ ) Kutikula bedeckt, die sich zum After hin verdickt ( $0,4 \mu\text{m}$ ). Im letzten Abschnitt schieben sich von dorsal 2 Analfalten ins Lumen ein, die ihm im Querschnitt die Form eines Ankers geben.

Der Anus öffnet sich am hinteren Ende des letzten Abdominalsegmentes mit einer vertikalen Spalte und erscheint stets leicht geöffnet. Am Afterrand bildet die Kutikula kurze lappenartige Anhänge. Ring- oder Dilatatormuskeln sind nicht vorhanden.

## 5. Diskussion

### 5.1. Vordere Drüsen

Als „Vordere Drüsen“ werden zusammenfassend die im Ergebnisteil beschriebenen großen Drüsenkomplexe der medianen und lateralen Labraldrüsen bezeichnet. Im folgenden wird ihre allgemeine Funktion und ihre Klassi-

fikation diskutiert. Auch das einzellige Labialdrüsenpaar (s. S. 26) soll in diesem Zusammenhang Beachtung finden. In Kapitel 5.1.1. und 5.1.2. folgt eine detaillierte Diskussion der medianen und lateralen Labraldrüsen.

Die Labraldrüsen sind ebenso wie die einzelligen Labialdrüsen mit der Epidermis assoziiert und leiten sich wahrscheinlich von ihr ab. Da sich ihre Ausführungsgänge durch die darüberliegende Kutikula öffnen, entsprechen sie „epidermalen“ Drüsen im Sinne RICHARDS (1951), der eine begriffliche Trennung von epidermalen und tegumentalen (kutikulabildenden) Drüsen einführte.

Der Terminus „Speicheldrüse“ trifft auf beide Labraldrüsen zu. Mit dieser funktionellen Bezeichnung werden im Allgemeinen epidermale Drüsen gekennzeichnet, die in unmittelbarer Nähe des Mundes oder in den Vorderdarm (meist Mundraum) ausmünden, und deren Sekret digestiven, einschleimenden oder ähnlichen Charakter hat.

Auch das einzellige Labialdrüsenpaar kommt durchaus als Speicheldrüse in Frage, obwohl es nicht in unmittelbarer Nähe des Mundes, sondern weiter oberhalb, im ungespaltenen Bereich des Siphos ausmündet. Es ist zu vermuten, dass ihr Sekret der Ernährung dient. Dies kann jedoch nur durch eine genaue histochemische Untersuchung des Sekrets eindeutig belegt werden.

Die Speicheldrüsen der Copepoden finden in der Literatur kaum Beachtung. Meist werden sie nur erwähnt, wie von ARNAUD et al. (1978) bei *Centropages typicus*, MUSCO (1983) bei *Eudiaptomus gracilis*, BRESCIANI (1961) bei *Saccopsis steenstrupi* sowie ONG und LAKE (1961) bei *Calanus helgolandicus*. Angaben über Histologie und Cytologie sind sehr selten. YOSHIKOSHI (1975) beschreibt acht einzellige Labraldrüsen, die in die Mundhöhle von *Tigriopus japonicus* (Copep. Harp.) münden.

RÜTTGER (1969) vermutet beim erwachsenen Weibchen von *Scottomyzon gibberum*, dass „für die Produktion großer Mengen Verdauungsenzyme (...) große Drüsen vorhanden sein“ müssen. Auf der Suche nach diesen Drüsen beobachtete er am lebenden Tier rechts und links der Mundwerkzeuge hellgraue, ventral des Darms gelegene

Gewebebezirke, die in ihrem rostralen Teil schlauchartig gewunden waren. Bei diesen Gewebebezirken handelt es sich möglicherweise um die in der vorliegenden Untersuchung beschriebenen lateralen Labraldrüsen, die jedoch mit ihren basalen Enden weit nach dorso-lateral auswandern. Schlauchartig gewundene Strukturen lassen sich bei der histologischen Untersuchung der Anatomie im angegebenen Bereich nicht finden.

Nach den vorliegenden Ergebnissen kommen als „große Drüsen“ im Sinne RÖTTGERs sowohl mediane als auch laterale Labraldrüsen in Frage. Insbesondere die mediane Labraldrüse nimmt einen beträchtlichen Raum im vergrößerten Vorderkörper des Weibchens ein. Der Frage nach der Art des Sekrets und dem Ort der Sekretausschüttung soll, neben anderem, in den folgenden Kapiteln nachgegangen werden.

### 5.1.1. Mediane Labraldrüse

Die mediane Labraldrüse stellt ein außergewöhnlich großes Zellsyncytium dar, das in dorso-ventraler Richtung von einem Kanal durchzogen wird, der sich basal aufspaltet und im apikalen Bereich zu einem Reservoir erweitert ist. Die Drüse ist vielleicht ursprünglich paarig angelegt und sekundär median verschmolzen.

Nach den heutigen Kenntnissen der Proteinbiosynthese lassen eine große Anzahl von Zellkernen mit wohlausgebildeten Nukleoli, zahlreiche Golgi-Stapel und insbesondere ein gut entwickeltes granuläres endoplasmatisches Retikulum (ER) mit ziemlicher Sicherheit auf eine Synthese von stark proteinhaltigem Sekret schließen. Dies wird auch durch die positive Reaktion des intrazellulären Lumeninhalts auf Orange-G (das sich an Tryptophan und Tyrosin anlagert) unterstrichen. Es könnte sich dabei um die Enzyme für die extraintestinale Verdauung handeln.

In den Zisternen des granulären ERs wird vermutlich eine Vorstufe des Sekrets angereichert und in die von den Zisternenrändern gebildeten, stark vergrößerten Vesikel und Tubuli eingelagert. Diese als „aufgeblähtes ER“ bezeichneten Strukturen nehmen einen großen Teil

des Syncytiums ein und sind besonders typisch für Zellen, die im großen Umfang Proteine exportieren (KLEINIG und SITTE, 1984). Sie führen die Vorstufe offenbar den Golgi-Stapeln zu, wo Übergangsvesikel (*transitional vesicles*) das Sekret vom ER zur proximalen *forming-face* des Golgi-Stapels transportieren. Die Funktion des Golgi-Stapels besteht in der Konzentration und „Verpackung“ des Sekrets in Vesikel (CARO und PALADE, 1964). Diese werden zum ausleitenden Kanal transportiert und öffnen sich in dessen Lumen.

Das Ausschleusen des Syntheseprodukts in den zentralen Kanal erfolgt eindeutig nach dem für Speicheldrüsen typischen eccrinen (merocrinen) Sekretionstyp durch Exocytose (vergl. UDE und KOCH, 1982). Dabei fusioniert die Membran des mit Sekret gefüllten Vesikels mit der Plasmamembran und der Inhalt gelangt durch eine sich bildende Öffnung in das Lumen des Darms. Es werden keine Plasmateile abgegeben.

Die plattenförmigen Cytoplasmaverdichtungen unterhalb der das intrazelluläre Kanallumen begrenzenden Plasmamembran (s. S. 20) könnten der Stabilisierung der längsgefalteten Kanalwand dienen. Unterbrechungen in diesen Stützeinrichtungen stammen wahrscheinlich von hindurchgetretenen Vesikeln.

Die außergewöhnliche Gestaltung der Drüsenmündung, die stark an eine Kanüle erinnert, lässt im Hinblick auf die extraintestinale Verdauung und den möglichen Enzymcharakter des Sekretes vermuten, dass das Sekret durch Einstechen des Dornes in das Seesterngewebe injiziert wird. Dies hätte, gegenüber der Vermutung, dass die Enzyme auf das Substrat ausgeschüttet werden (RÖTTGER, 1969), eine optimale Ausnutzung der Enzymwirkung durch engen Substratkontakt und damit auch eine schnellere Zersetzung des Gewebes zur Folge.

In den ausführenden Kanal der medianen Labraldrüse sezerniert außerdem eine einzellige Anhangsdrüse (s. S. 18). Es könnte sich bei ihrem Sekret um eine zweite Enzymkomponente für die extraintestinale Verdauung handeln; denkbar wäre auch ein Stoff, der aktivierend auf

eine von der medianen Labraldrüse gebildete Enzymvorstufe (Zymogen) wirkt.

Unpaare Speicheldrüsen werden bei einigen Arthropoden erwähnt: z.B. Arachnida (LANG, 1921), Ostracoda (HARTMANN, 1967), Hexapoda (DEGENER, 1928). Es handelt sich dabei um einzellige Drüsen oder mehrzellig organisierte Drüsenkomplexe, deren Ausführgänge aus Kanalwandzellen aufgebaut sind. Es wird nirgends auf eine mögliche syncytiale Organisation der Drüsen hingewiesen. BERGOLT (1910) beschreibt die paarigen Oberlippendrüsen von Süßwasser-Cyprididae (Ostracoda) als syncytiale Massen. Sie zeigen in der Morphologie gewisse Ähnlichkeit mit der medianen Labraldrüse von *Scottomyzon gibberum*.

Für die Bildung mehrkerniger Riesenzellen werden von BUCHER (1959) die Möglichkeiten der Zellverschmelzung, Kernfragmentierung und fortgesetzten Kernamitosen genannt. GEITLER (1934) macht zwischen den beiden letztgenannten Mechanismen keinen prinzipiellen Unterschied, denn „es zerfällt bei der Amitose ein Kern ohne Ausbildung von Chromosomen unter Durchschnürung einfach in zwei Stücke oder im Fall der Fragmentation in mehrere Teile“.

Das intrazelluläre Kanalsystem der medianen Labraldrüse und die recht gleichmäßig über das Zytoplasma verteilten Zellkerne machen einerseits ein Entstehen des Syncytiums durch Einschmelzen von Zellmembranen aus einer vielzelligen Drüse wahrscheinlich; andererseits könnten die beobachteten gelappten Kerne auch Anfangsstadien einer Kernfragmentierung darstellen. Die Kombination beider Möglichkeiten kann letztlich auch nicht ausgeschlossen werden.

Abschließend kann festgestellt werden, dass in der medianen Labraldrüse mit großer Wahrscheinlichkeit die von RÖTTGER (1969) vermutete enzymproduzierende Drüse für die extraintestinale Verdauung gefunden ist. Dafür spricht die Proteinatur des Sekretes und die enorme Ausdehnung der Drüse, die große Mengen Enzym produzieren muss, um das von RÖTTGER beobachtete

Ausmaß der Zerstörung von Seesterngewebe zu bewirken. Ein weiteres Indiz ist die Ausmündung der medianen Labraldrüse über einen dornartigen Fortsatz des vorderen Oberlippenrandes, der wahrscheinlich als Stechapparat fungiert und die Injektion des Sekretes in das Seesterngewebe ermöglicht.

### 5.1.2. Laterales Labraldrüsenpaar

Die lateralen Labraldrüsen sind im Gegensatz zu der medianen Labraldrüse paarig angelegt und münden über zwei getrennte Ausführgänge in den oberen Teil des Mundraumes. Jede Drüse besteht aus vier Drüsenzellen, die rosettenartig um ein Lumen angeordnet sind und einem ausführenden Kanal, der von einem Plattenepithel begrenzt wird.

Besonderes Merkmal der Drüsenzellen sind die überaus zahlreichen Sekretvakuolen, die den größten Teil der Zelle einnehmen und eine hohe Sekretsyntheseaktivität anzeigen. Das Sekret wird nach dem Prinzip der apokrinen Sekretion abgegeben, da mit dem Sekret gleichzeitig Zellplasma und -membranen in das Lumen gelangen.

Angaben über Drüsen ähnlicher Struktur, die im Mundbereich oder Vorderdarm münden, lassen sich zwar nicht bei Copepoden aber bei anderen Crustaceen finden. Drüsen mit rosettenartig angeordneten Zellen beschreiben z. B. YONGE (1924) bei *Nephrops norvegicus* (Dekap.), REDDY (1937) bei der Krabbe *Paratelphusa hydrodromus*, STEVENSON und MURPHY (1967) beim Isopoden *Armadillium vulgare*, ERRI BABU, et al. (1979) bei *Menippe rumphii* (Brachiura), WALLEY (1967) bei Cirripediern und SHYAMASUNDARY und HANUMANATHA (1977) bei Amphipoden. Fast übereinstimmend werden als Hauptbestandteil des Sekretes dieser Drüsen Mucopolysaccharide genannt. Diese Stoffe dienen gewöhnlich dem Einschleimen der Nahrung und verleihen ihr die nötige Konsistenz für den Nahrungstransport und Verdauungsvorgänge.

Über die Art des Sekrets der lateralen Labraldrüse bei *Scottomyzon gibberum* lassen sich keine eindeutigen Aussagen machen. Zwar lassen granuläres ER, zahlrei-

che Zellkerne und Golgi-Stapel auf eine Proteinsynthese schließen, das gut entwickelte agranuläre ER macht aber weitere Syntheseleistungen der Drüsenzellen wahrscheinlich. Außerdem befindet sich das agranuläre ER, dessen Tubuli Durchmesser zwischen 100 und 150 nm aufweisen, und damit deutlich über den durchschnittlichen Literaturwerten von 40 bis 70 nm (vergl. UDE und KOCH, 1982) liegen, offenbar in einem aktivierten Zustand.

Die Funktion der lateralen Labraldrüsen ist in soweit geklärt, als dass sie - wegen der Ausmündung in den Mundraum und der hohen Syntheseaktivität - eine wichtige Rolle in der Ernährung des *Scottomyzon*-Weibchens spielen. Ob es sich bei dem Sekret um eine zweite Enzymkomponente für die extraintestinale Verdauung handelt, oder - was wegen der Ausmündung in den oberen Bereich des Mundraumes wahrscheinlicher wäre - um ein Sekret, welches sich bei der Nahrungsaufnahme mit den Nahrungsteilchen vermischt und direkt in den Darmkanal gelangt, bleibt ungewiss. Im letzteren Fall ließe sich neben der Möglichkeit des einschleimenden oder digestiven Charakters des Sekretes auch die Funktion der Inaktivierung der Enzyme der medianen Labraldrüse zum Schutz des Magen-Darm-Traktes denken.

## 5.2. Verdauungskanal

### 5.2.1. Vorderdarm

Die Aufgabe des Vorderdarmes ist die Aufnahme und der Transport des bereits angedauten Nahrungsbreies in den Mitteldarm. Der Bau des Siphos, die Anordnung der Muskulatur und die unterschiedliche Beschaffenheit der Kutikula von Pharynx und Oesophagus lassen den Vorderdarm der Funktion nach als Saugpumpe erkennen. Die lateralen Ränder von Ober- und Unterlippe können den Mundraum zu den Seiten hin fest abschließen. Dadurch öffnet sich der Mund erst an der Spitze des Siphos. Auf diese Weise wird eine kurze Saugröhre gebildet, die eine pipettierende Nahrungsaufnahme ermöglicht.

Die Vorderwand des Pharynx ist durch Kombination von

flexiblen und starren Chitinanteilen beweglich. Dadurch kann das im Normalzustand schmale, U-förmig gebogene Lumen des Pharynx mittels Kontraktion der ansitzenden Dilatatormuskeln stark vergrößert werden (s. S. 24). Die massive hintere Wand, die im unteren Teil des Siphos von einer dicken Chitinlamelle verstärkt wird, verhindert bei diesem Vorgang das Kollabieren des Pharynx.

Kontrahieren sich nun nacheinander die Dilatatoren der Mundhöhle und des Pharynx, führt die Druckdifferenz zum Einstrom von Nahrungspartikeln bis hinauf in den Anfangsbereich des Oesophagus. Dilatatorpaar 10 (s. S. 25) ist in dieser Phase noch entspannt. Durch die Kontraktion dieses Muskelpaares, der als einziger lateral am Pharynx ansitzt und durch Kontraktion eine Verengung des oberen Schlundbereiches bewirkt, wird der Nahrungsbrei weiter in den Oesophagus empor gedrückt.

Vom Oesophagus wird der Nahrungsbrei durch peristaltische Bewegung der Ringmuskulatur in den Mitteldarm befördert. Die sehr dünne, längsgefaltete Kutikula des Oesophagus kann dabei jeder Bewegung gut folgen und verengt das Lumen bei Kontraktion der Ringmuskulatur fast bis zum völligen Verschluss. Dies ist eine Voraussetzung für den optimalen Transport der Nahrungspartikel.

Fortsätze am oberen Rand des Oesophagus verhindern den Rückfluss des Nahrungsbreies. Ähnliche Verschlusseinrichtungen zwischen Oesophagus und Mitteldarm sind bereits bei einigen Crustaceen, auch Copepoden - JOHN und NAIR, 1975; FAHRENBACH, 1961; LANG, 1921 - beschrieben worden.

Der Kutikula folgt nach innen eine Epithelschicht. Im Bereich des Oesophagus haben die Epithelzellen drüsenartigen Charakter. Sie sezernieren möglicherweise schleimartige Stoffe ins Lumen, die den Transport des Nahrungsbreies erleichtern (vergl. VON«, 1960). Die Epithelschicht des Oesophagus ist, wie schon erwähnt, von einer Serie Ringmuskelbündel umgeben. Dies wird auch von calanoiden (ARNAUD, 1978) und harpacticoiden Copepoden (YOSHIKOSHI, 1975; FAHRENBACH, 1961) berichtet.

### 5.2.2. Mitteldarm

Der Mitteldarm von *Scottomyzon gibberum* ist in einen weiten, mit Divertikeln versehenen vorderen Teil und einen englumigen, röhrenartigen hinteren Teil gegliedert. Beide Bereiche weisen einen deutlichen Mikrovillisaum auf und sind dem entodermalen Mesoderm zugehörig. JOHN und NAIR (1975) unterteilen den Mitteldarm von *Pseudocycnus armatus* (Copep. Caligidae) in Magen und Darm. Ähnliche Gliederung des Mitteldarms finden sich bei harpacticoiden Copepoden (FAHRENBACH, 1961; YOSHIKOSHI, 1975; HAMPEL, 1982; SULLIVAN und BISSALPUTRA, 1980), während bei calanoiden Copepoden 3 Zonen mit unterschiedlichen Zelltypen gefunden werden (ARNAUD et al., 1978 und 1980; HALLBERG und HIRCHE, 1980; MUSCO, 1983).

Vorderer und hinterer Mitteldarm von *Scottomyzon gibberum* unterscheiden sich vor allem in der Art der Epithelzellen. Während das Epithel des vorderen Mitteldarms aus drei verschiedenen Zellarten aufgebaut ist und ein typisches polymorphes Epithel darstellt, besteht das Epithel des hinteren Mitteldarms aus nur einem Zelltyp. Weitere Unterschiede lassen sich auch in der Ausbildung der Darmmuskulatur feststellen (s. S. 31 ff). Außerdem ist in diesem Zusammenhang das Vorhandensein einer peritrophischen Membran im hinteren Mitteldarm zu erwähnen.

#### 5.2.2.1. Vorderer Mitteldarm

Anhangsdrüsen wie sie bei Malacostraka die Regel und auch bei Entomostraka nicht unbekannt sind, fehlen bei *Scottomyzon gibberum*. Auch gesonderte Drüsenfelder (vergl YOSHIKOSHI, 1961) sind nicht vorhanden. Dies lässt die vielfältigen Aufgaben - Absorption, Sekretion und auch Exkretion (s. u.) - des Darmepithels erkennen und erklärt das Vorkommen von 3 verschiedenen Zelltypen im vorderen Bereich des Mitteldarmes.

**1. B-Zellen:** Das Erscheinungsbild dieses Zelltyps und sein Entwicklungsverlauf weisen deutlich auf eine resorbierende Tätigkeit mit intrazellulärer Verdauung und anschließender Exkretion hin.

Über den pinocytose-aktiven Apikalkomplex wird Material aus dem Darmlumen in die Zelle aufgenommen. Die Pinocytose-Vesikel verschmelzen offenbar unterhalb der Zytoplasmamembran zu größeren Nahrungsvakuolen, die mit der Zentralvakuole in Kontakt treten. An dieser Kontaktstelle findet wahrscheinlich intrazelluläre Verdauung statt, wobei es zu einer Anhäufung von anscheinend lipidartigen Verbindungen kommt (s. S. 28), die sich in der Zentralvakuole ansammeln.

Da die Zentralvakuole nach Erreichen einer gewissen Größe ins Darmlumen abgestoßen und unverändert ausgeschieden wird, muss es sich bei diesem Vorgang um einen exkretorischen Akt handeln. Der Inhalt der Zentralvakuole besteht demzufolge offenbar aus Abfallstoffen der intrazellulären Verdauung.

Die elektronendurchlässigen, mit dunklen Körpern versehenen Vakuolen im basalen Bereich der Zelle stellen wahrscheinlich weitere abgelagerte Reste des endocytierten Materials dar. Diese Art Vakuolen werden im Allgemeinen als Residualkörper bezeichnet. In diesem Fall, d. h. bei einer Anhäufung von Residualkörpern, werden sie auch „Lipofuszingranula“ genannt (KLEINIG und SITTE, 1984).

Weit ins Lumen hineinragende Zellen mit großer Zentralvakuole und pinocytose-aktivem Apikalkomplex sind bereits bei einigen Crustaceen beobachtet worden: Copepoden (ARNAUD et al., 1978; FAHRENBACH, 1961; RIGBY und TUNNEL, 1971; BRIGGS, 1977), im Hepatopankreas von Isopoden (SMITH et al., 1975), Amphipoden (SCHULZ, 1976) und Dekapoden (JAKOBS, 1929; van WEEL., 1955; STANIER et al., 1968; BUNT, 1968; LOIZZI, 1971); BARKER und GIBSON, 1977; HOPKIN und NOTT, 1980).

Den B-Zellen werden jedoch verschiedene Funktionen zugeschrieben. GIBSON und BARKER, LOIZZI, van WEEL und BUNT halten die B-Zellen für enzymproduzierende Zellen und die Zentralvakuole für einen Enzymspeicher, der ins Lumen abgestoßen wird und durch Auflösung die Enzyme freisetzt. RIGBY und TUNNEL bezeichnen die

Zellen als *gland-cells*. SMITH sieht die Zentralvakuole als vorübergehenden Lipidspeicher an. Der Inhalt wird seiner Ansicht nach später durch die basale Zytoplasmamembran ins umliegende Gewebe transportiert. Nach ARNAUD wird der mit Nährstoffen beladene Vakuoleninhalt ins Lumen abgegeben und im hinteren Bereich des Darmes erneut resorbiert. HOPKINS und NOTT dagegen vermuten, „*that these vakuoles are a means of packaging waste products of digestion for removal from the hepatopancreas*“. Auch BRIGGS, der die B-Zellen wegen pseudopodienähnlicher Fortsätze ihrer apikalen Oberfläche als „amöboide Zellen“ bezeichnet, vermutet exkretorische Funktion. Die Aussagen der letzten beiden Autoren kommen den Beobachtungen bei *Scottomyzon gibberum* am nächsten.

**2. D-Zellen (dunkle Zellen):** Dieser Zelltyp zeigt mit seinen langen Mikrovilli und einem -wenngleich schwachen -basalen Labyrinth die typischen Merkmale resorbierender Zellen. Im Zytoplasma gelegene Fetttropfchen dienen anscheinend als Lipidspeicher.

Ihre zweite Aufgabe ist sekretorischer Natur. Im Zytoplasma finden sich große Mengen granulärer ERs, Golgi-Stapel und Mitochondrien, Kennzeichen einer lebhaften Proteinsynthese. Es werden vermutlich Verdauungsenzyme produziert, die in Form von vesikelgebundener Sekretgranula zur apikalen Zytoplasmamembran transportiert werden. Dort bilden sie bläschenartige Ausstülpungen der Zytoplasmamembran und eröffnen sich schließlich ins Lumen. Bemerkenswert ist die große Anzahl von Mitochondrien. Sie liefern die Energie sowohl für die Synthese der Verdauungsenzyme als auch für die aktive Nahrungsaufnahme aus dem Darmlumen.

Ultrastruktur und Morphologie der D-Zellen zeigen deutliche Ähnlichkeit mit den F-Zellen im Hepatopankreas von Dekapoden (van WEEL, 1955; DAVIS und BURNETT, 1964; PUNT, 1968; STANIER et al., 1968; LOIZZI, 1971) und den von ARNAUD (1978) beschriebenen E-Zellen im Mitteldarmepithel von *Centropages typicus* (Copep. calanoida). Auch BRIGGS (1967) beobachtete Zellen mit absor-

bierender und sezernierender Funktion bei *Paranthesius anemoniae*, einem auf Aktinien lebenden Copepoden.

Die F-Zellen der Dekapoden transformieren nach Beendigung der Enzymsynthese in Zellen vom B-Typ. Wie bei *Centropages typicus* lässt sich auch bei *Scottomyzon gibberum* kein Zusammenhang zwischen F- und B-Zellen feststellen.

**3. dritter Zelltyp** (mit großem, gelappten Zellkern): Der dritte, im vorderen Mitteldarmepithel von *Scottomyzon gibberum* gefundene Zelltyp lässt sich mit keinem in der Literatur beschriebenen Typ homologisieren. Die wenigen, kurzen Mikrovilli lassen untergeordnete resorbierende Funktion vermuten. Der gelappte, mit einem großen Nukleolus versehene Zellkern, ER-Zysternen und Golgi-Stapel weisen auf eine intensive Proteinsynthese hin. Offenbar handelt es sich bei diesem Zelltyp um eine weitere Enzymproduzierende Komponente des vorderen Mitteldarms.

### 5.2.2.2. Hinterer Mitteldarm

RÖTTGER (1969) beschreibt diesen Darmabschnitt als geradlinig zum Analsegment verlaufend. Im Sagittalschnitt lässt sich jedoch eindeutig ein S-förmiger Verlauf in der medianen Ebene feststellen.

Die flachen Epithelzellen des hinteren Mitteldarms sind mit einem Mikrovillisaum versehen und besitzen ein schwach ausgebildetes basales Labyrinth. Sie dienen vermutlich der Resorption der restlichen im Darmlumen befindlichen Nährstoffe. Diese Tätigkeit spielt jedoch im Vergleich mit der Resorptionsleistung im vorderen Mitteldarm sicher eine untergeordnete Rolle, da ihr relativ kurzer Mikrovillisaum (ca.  $0,5 \mu\text{m}$ ) im Vergleich zu dem der resorbierenden D-Zellen (ca.  $2,0 \mu\text{m}$ ) eine weitaus geringere Oberflächenvergrößerung bewirkt. Auch die Epithelform des hinteren Mitteldarms entspricht nicht der eines ausgesprochen resorptionsaktiven Epithels, welches sich im Allgemeinen aus zylindrischen Zellen zusammensetzt.

Der Darminhalt, bestehend aus abgestoßenen B-Zellen und unverdaulichen Nahrungsteilen, wird von einer

peritrophischen Membran umhüllt. Solche Membranen sind im Darm vieler Arthropoden nachgewiesen worden. GOULD (1957) beschreibt sie bei calanoiden Copepoden. Seine Beobachtungen ergeben, dass sie im hinteren Bereich des Mitteldarms von gewöhnlichen Epithelzellen gebildet werden. FAHRENBACH (1961) dagegen weist bei *Diarthrodes cystaeus* (Copep. harpacticoida) einen schmalen, sekretorisch wirksamen Bereich zwischen vorderem und hinterem Mitteldarm als Bildungsort für die peritrophische Membran aus.

Zahlreiche vesikelproduzierende Golgi-Stapel im Zytoplasma der Epithelzellen des hinteren Mitteldarms von *Scottomyzon gibberum* und fehlendes granuläres ER lassen die Synthese von Mucopolysacchariden für den Aufbau der peritrophischen Membran vermuten (vgl. BEAMS und KESSEL, 1968). Auch der enge Kontakt zu den Mikrovilli macht wahrscheinlich, dass die Bildung der peritrophischen Membran den Epithelzellen des hinteren Mitteldarms über einen längeren Bereich obliegt. Dies ist vergleichbar mit den Ergebnissen GAULDS (s.o.).

### 5.2.2.3. Darmmuskulatur

Auf die Basalmembran folgt nach außen eine abgeflachte Zellschicht, die von einigen Autoren als „Myoepithel“ bezeichnet wird (ONG und LAKE, 1969; LOZZI, 1971). Sie enthält im vorderen Mitteldarm dünne, unregelmäßig angeordnete Längs-, Ring- und anscheinend auch Diagonalmuskelbündel, die offenbar die Durchmischung des Nahrungsbreis und den Transport durch die Coeca besorgen. In dieser Zellschicht beobachtete Lipidtröpfchen lassen weiterhin auf eine fettspeichernde Funktion der Myoepithelzellen des vorderen Mitteldarms schließen.

Im Bereich des hinteren Mitteldarms findet sich in dieser Zelllage eine durchgehende Ringmuskelschicht, die kräftige peristaltische Bewegungen ermöglicht. Auch MUSCO (1983) und YOSHIKOSHI (1975) stellen starke Muskulatur im hinteren Bereich des Mitteldarms fest.

### 5.2.3. Enddarm

Das Erscheinungsbild des Enddarms entspricht im wesentlichen den Angaben in der Literatur. Erwähnenswert ist das Fehlen jeglicher Schließmuskulatur. Lappenartige Anhänge am Rande des Anus verhindern offenbar - ähnlich wie Ventilkappen - den Eintritt von Fremdkörper in den Enddarm.

## 6. Zusammenfassung

Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Anatomie und Histologie ausgewählter Strukturen wurden am erwachsenen Weibchen von *Scottomyzon gibberum*, einem siphonostomen Copepoden durchgeführt. *Scottomyzon gibberum* lebt ektoparasitisch auf *Asterias rubens* und ernährt sich von Seesterngewebe, das er extraintestinal vorverdaut.

Integument, Nervensystem, Naupliusauge, Darmkanal, Ovar sowie zwei große Drüsenkomplexe wurden in ihrer Lage beschrieben und dargestellt. Darmkanal und Drüsen wurden weiterhin histologisch bearbeitet und ihre Funktion diskutiert.

**1. Cephalothorax:** Im vorderen Bereich des Cephalothorax liegen zwei große Drüsenkomplexe von unterschiedlicher Struktur (mediane und laterale Labraldrüse), deren Ausführungsgänge im Mundbereich ausmünden. Es handelt sich um epidermale Drüsen, die als Speicheldrüsen anzusehen sind. Die mediane Labraldrüse stellt ein außergewöhnlich großes, unpaares Zellsyncytium dar, das einen schmalen mit einer Anhangsdrüse versehenen Zytoplasmafortsatz in die Oberlippe entsendet. Der Drüsenkomplex wird von einem intrazellulären Kanal durchzogen, der am vorderen Rand der Oberlippe über einen dornartigen Fortsatz der Kutikula ausmündet. Das Cytoplasma der medianen Labraldrüse ist dicht mit „aufgeblähtem“ granulärem ER angefüllt. ER, eine große Anzahl von ovalen und gelappten



Zellkernen, Golgi-Stapel, Sekretvesikel und die Anfärbung des Sekrets mit Orange G lassen auf die Produktion eines stark proteinhaltigen Sekrets schließen. Mit großer Wahrscheinlichkeit produziert die mediane Labraldrüse Enzyme für die extraintestinale Verdauung, die offensichtlich über den dornartigen Fortsatz der Oberlippe in das Seesterngewebe injiziert werden.

Unterhalb der medianen Labraldrüse findet sich das laterale Labraldrüsenpaar. Jede Drüse besteht aus 4 mehrkernigen Drüsenzellen, die mit zahlreichen großen Sekretvakuolen angefüllt ist. Die Zellen sind rosettenartig um ein gemeinsames Lumen angeordnet, das mit einem Kanal in Verbindung steht. Die von einem Plattenepithel begrenzten ausführenden Kanäle ziehen ebenfalls in die Oberlippe und münden seitlich in den oberen Mundraum aus. Auch die lateralen Labraldrüsen spielen offenbar eine wichtige Rolle in der Ernährung des *Scottomyzon*-Weibchens. Ob es sich bei dem Sekret um eine zweite Enzymkomponente handelt und auf das Substrat gebracht wird oder bei der Nahrungsaufnahme mit den Nahrungsteilchen vermischt wird und direkt in den Darmkanal gelangt, kann nicht geklärt werden.

In der proximalen Unterlippe finden sich weiterhin zwei einzellige Labraldrüsen, die sich durch die Kutikula nach außen öffnen und der Funktion nach vermutlich ebenfalls Speicheldrüsen darstellen.

**2. Darmkanal:** Der Vorderdarm ist mit einer Kutikula ausgekleidet und setzt sich aus Mundraum, Pharynx und Oesophagus zusammen. Der Bau des Siphos, die Anordnung der Muskulatur und die unterschiedliche Beschaffenheit der Kutikula von Pharynx und Oesophagus lassen den Vorderdarm als Saugpumpe erkennen. Das Epithel des Oesophagus hat drüsenartigen Charakter.

Der Mitteldarm ist in einen weiten, mit Divertikeln versehenen vorderen Teil und einen englumigen, röhrenartigen hinteren Teil gegliedert. Sie unterscheiden sich vor allem in der Art der Epithelzellen. Während das Epithel des vorderen Mitteldarms aus drei verschiedenen

Zelltypen (B-Zellen, D-Zellen und Zellen eines 3. Typs) aufgebaut ist, besteht das Epithel des hinteren Mitteldarms aus nur einer Zellart. Anhangsdrüsen oder gesonderte Drüsenfelder sind nicht vorhanden. Dies lässt die vielfältigen Aufgaben - Resorption, Sekretion und auch Exkretion - des Darmepithels erkennen und erklärt das Vorkommen von drei verschiedenen Zelltypen im vorderen Bereich des Mitteldarms.

Die B-Zellen pinocytieren Material aus dem Darmlumen, verdauen es intrazellulär und lagern anscheinend nicht verwertbare Stoffe in eine elektronendichte zentrale Vakuole ein. Diese nimmt an Größe zu und bewirkt das Vorwölben der B-Zelle in das Darmlumen. Nach Erreichen einer gewissen Größe wird die B-Zelle ins Lumen abgegeben und unverändert ausgeschieden.

Die langen Mikrovilli der D-Zellen und basale Einfaltungen der Plasmamembran weisen auf resorbierende Tätigkeit dieses Zelltyps hin. Ein stark ausgeprägtes granuläres ER, Golgi-Stapel und Sekretvesikel, die sich ins Darmlumen öffnen, lassen die D-Zellen weiterhin als offenbar Verdauungsenzyme produzierende Komponenten des Darmepithels erkennen. Zahlreiche Mitochondrien stellen die nötige Energie zur Verfügung.

Die Ultrastruktur der Zellen des 3. Typs zeigen alle Merkmale einer intensiven Proteinsynthese. Sie produzieren vermutlich ebenfalls Verdauungsenzyme.

Die flachen Epithelzellen des hinteren Mitteldarms dienen vermutlich der Resorption der restlichen im Darmlumen befindlichen Nährstoffe. Diese Tätigkeit spielt jedoch im Vergleich mit der Resorptionsleistung des vorderen Mitteldarms eine untergeordnete Rolle. Der Darminhalt des hinteren Mitteldarms wird von einer peritrophischen Membran umhüllt, die offenbar über einen längeren Bereich von den Epithelzellen gebildet wird.

Die Darmmuskulatur liegt in einer flachen Zellschicht (Myoepithel) unterhalb der Basalmembran des Darmepithels. Im Bereich des vorderen Mitteldarms findet sich im Myoepithel ein Netzwerk von dünnen, unregelmäßig angeordneten Ring-, Längs- und Diagonalmuskelbündeln, im

Myoepithel des hinteren Mitteldarms eine durchgehende Ringmuskelschicht. Der Enddarm ist kurz und wird von einer Kutikula ausgekleidet. Muskulatur fehlt in diesem Darmbereich.

## Literaturverzeichnis

- ADAM, H., G. CZIHAK (1964): Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. G. Fischer Verlag, Stuttgart, 299 pp.
- ARNAUD, J., M. BRUNET, J. MAZZA (1978): Studies on the midgut of *Centropages typicus* (Cop. Calan.). 1. Structural and ultrastructural data. *Cell Tissue Res.*, 187: 333-353.
- BARKER, P.L., R. GIBSON (1977): Observations on the feeding mechanism, structure of the gut, and digestive physiology of the European lobster *Homarus gammarus* (L.) (Decapoda: Nephropidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 26: 297-324.
- BEAMS, H.W., R.G. KESSEL (1968): The golgi apparatus: structure and function. *Int. Rev. Cytol.*, 23: 209-276.
- BERGOLD, A. (1910): Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues der Süßwasserostrocoden, *Zool. Jahrb. Jena, Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere*, 30: 1-42.
- BOCQUET, C. (1953): Copepodes semi-parasites et parasites des echinodermes de la region de Roscoff. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 11 (5/6): 495-504
- BOCK, P. (1984): *Der Semidunnschnitt*. Bergmann Verlag, München, 23 pp.
- BRESCIANI, J., J. LÜTZEN (1961): The Anatomy of a parasitic Copepod, *Saccopsis steenstrupi* (n.sp.). *Crustaceana*, 2: 9-23
- BRIGGS, R.P. (1977): Structural observations on the alimentary canal of *Paranthessia anemoniae*, a copepod associate of the snakelocks anemone *Anemonia sulcata*. *J. Zool.*, 182: 353-368.
- BUCHER, O. (1959): Die Amitose der tierischen und menschlichen Zelle. In: *Protoplasmatologia, Handbuch der Protoplasmaforschung*, L.V. HEILBRUNN, ed. Springer-Verlag, Wien, 89 pp.
- BUNT, A.H. (1968): An ultrastructural study of the hepatopancreas of *Procambarus clarkii* (GIRARD) (Decapo Astacidae). *Crustaceana*, 15: 282-288.
- CARO, L.G., G.E. PALADE (1964): Protein synthesis, storage and discharge in the pancreatic exocrine cell: an autoradiographic study. *J. Cell Biol.*, 20: 473-495.
- DAVIS, E., A.L. BURNETT (1964): A study of growth and cell differentiation in the hepatopancreas of the crayfish. *Devl. Biol.*, 10: 122-153.
- DEGENER, P. (1928): Der Darmkanal und seine Anhänge. In: Prof. Dr. C. SCHRÖDER: *Handbuch der Entomologie Bd. I*, Verlag von Gustav Fischer, Jena, 284 pp.
- ERRI BABU, D., K. SHYAMASUNDARI, K. HANUMANTHA (1979): The structure and histochemistry of the oesophageal glands in the crab *Menippe rumphii* (ERABRICIUS) (Crustacea: Brachyura). *Proc. Indian Acad. Sci.*, 88 B (I) 4: 277-285.
- FAHRENBACH, W.H. (1962): The biology of a harpacticoid copepod. *Cellule*, 62: 301-376.
- GAULD, D.T. (1957): A peritrophic membrane in calanoid copepods. *Nature, Lond.*, 179: 325-326.
- GEITLER, L. (1934): *Grundriß der Cytologie*. Borntraeger, Berlin, 295 S.
- GIESBRECHT, W. (1897): System der Ascomyzontiden, einer semiparasitischen Copepodenfamilie. *Zool. Anz.*, 20: 9-14; 17-24.
- GIESBRECHT, W. (1899): Die Asterocheriden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. *Fauna Flora Golf. Neapel*, 25: 217 S.
- HALLBERG, E., H.J. HIRCHE (1980): Differentiation of mid-gut in adults and over-wintering copepodids of *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS) and *C. helgolandicus* CLAUS. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 48: 283-295.
- HAMPEL, D.J. (1982): Anatomie und Histologie von Tisbe holothuriae HUMES, 1957 (Cop., Harp). Examensarbeit, Universität Hamburg.
- HARTMANN, G. (1967): Ostracoda. In: Dr.H.G. BRONNs *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, 5. Bd.: Arthropoda, 1. Abt.: Crustacea, 2. Buch, 4. Teil, Lieferg. 2. Geest und Port ig, Leipzig, 402 pp.

- HERDMANN, W.A. (1896): Rep. Lpool mar. Biol. Comm., 9: 1-59.
- HOLSTEIN, A.F., U. WULFHEKEL (1971): Die Semidünnschnitttechnik als Grundlage für eine cytologische Bearbeitung der Spermatogenese des Menschen. *Andrologie*, 3: 65-69.
- HOPKIN, S.P., J.A. NOTT (1980): Studies on the digestive cycle of the shore crab *Carcinus maenas* (L.) with special reference to the B-cells in the hepatopancreas. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 60: 891-907.
- JACOBS, W. (1929): Untersuchungen über die Cytologie der Sekretbildung in der Mitteldarmdrüse von *Astacus leptodactylus*. *Z. Zellforsch. u. mikroskop. Anat.*, 8: 1-62.
- JOHN, S.E., N.B. NAIR (1975): Functional morphology of the digestive System in *Pseudocycnus armatus* (a parasitic copepod). *Forma Funct.*, 8: 361-386.
- KLEINIG, H., P. SITTE (1984): *Zellbiologie, ein Lehrbuch*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 96 pp und 159 pp.
- LANG, A. (1921): *Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere 4.Bd.: Arthropoda*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 300 pp.
- LOZZI, R.F. (1971): Interpretation of crayfish hepatopancreatic function based on fine structural analysis of epithelial cell lines and muscle network. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.*, 113: 420-440.
- MUSCO, I.B. (1983): The structure of the alimentary canal of two freshwater copepods of different feeding habits studied by Light Microscope. *Crustaceana*, 45 (1): 38-47.
- ONG, J.E., P.S. Lake (1969): The Ultrastructural morphology of the midgut diverticulum of the calanoid copepod *Calanus helgolandicus*(CLAUS) (*Crustace Aust. J. Zool.*, 18: 9-20.
- REDDY, A.R. (1937): The physiology of digestion and absorption in the crab *Paratelphusa hydrodromous* (HERBST). *Proc. Indian Acad. Sei.*, B 6: 170-193.
- REYNOLDS, E.S. (1963): The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.*, 17: 208 pp.
- RICHARDS, A.G. (1951): *The integument of Arthropods*. University of Minnesota Press, Minneapolis, 411 S.
- RIGBY, D.W., N. TUNNEL (1971): Internal anatomy and histology of female *Pseudochoropinus dentatus*(Copepoda, Lernaeopodidae). *Trans. am. microsc. soc.*, 90, 61-71.
- RÖTTGER, R. (1969): Ökologie und Postlarvalentwicklung von *Scottomyzon gibberum*, eines auf *Asterias rubens* parasitisch lebenden Copepoden (*Cyclopoica Siphonostoma*). *J. Mar. Biol.*, 2 (2): 145-202.
- ROMEIS, B. (1968): *Mikroskopische Technik*. Oldenbourg-Verlag, München, Wien, 249 pp.
- SARS, G.O. (1918): *An account of the crustacea of Norway*. Vol. 6. Copepoda Cyclopoida. Bergen Museum, Bergen, 121 pp.
- SCHULTZ, T.W. (1976): The ultrastructure of the hepatopancreatic caeca of *Gammarus minus* (Crustacea: Amphipoda ). *J. Morphol.*, 149: 383-400
- SCOTT, T., A. SCOTT (1894): On some new and rare Crustacea from Scotland. *Anm. Mag. nat. Hist. (Ser.6)*, 13:197-249.
- SHYAMASUNDARI, K., K. HANUMANTHA RAO (1977): Studies on the alimentary canal of amphipods: Morphologie and histology of cephalic mucous glands. *Crustaceana*, 33 (2): 149-152.
- SMITH, J.M., M.J. NORDAKAVUKAREN, H.R.HETZEN (1975): Light and electron microscopy of the hepatopancreas of the isopod *Asellus intermedius*. *Cell Tissue Res.*, 163, 403-410.
- SPURR, A.R. (1969): A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.*, 26: 31-41.
- STANIER, J.E., M.A.WOODHOUSE, R.L. GRIEFIN (1968): The fine structure of the hepatopancreas of *Carcinus maenas* (L.) (Decap. Brachyura). *Crustaceana*, 14: 56-66.
- STEMPER, J.C., R.T. WARD (1964): An improved staining method for electron microscopy. *J. Cell Biol.*22: 697 pp.
- STEVENSON, J.R., J.C. MURPHY (1967): Mucopolysaccharide glands in the isopod crustacean *Armadillidium vulgäre*. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 86: 50-57.
- STOCK, J.H. (1968): *Scottomyzon gibberum* (SCOTT u. SCOTT, 1894), een parasitaire copepode van de zeester *Asterias rubens* L., in *Nederlands. Het Zeepaard*, 28 (1): 5-6.
- SULLIVAN, D.S., T.BISALPUTRA (1980): The morphology of a harpacticoid copepod gut: A review and synthesis. *J. Florph.*, 164: 89-105.

UDE, J. M. KOCH (1982): Die Zelle, Atlas zur Ultrastruktur. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 177 pp.

van WEEL, P.B. (1955): Processes of secretion, restitution and resorption in gland of midgut of *Atya spinipes* NEWPORT. *Physiol. Zoöl.*, 28: 40-54.

VONK. H.J. (1960): Digestion and metabolism. In: *The Physiology of crustacea*, Vol. I T.H.WATERMAN, ed. Academic Press, New York, 291 pp.

WALLEY, L.J. (1967): The cirral glands, a new type of epidermal gland in Cirripedes. *Crustaceana*, 12: 151-158.

YONGE, C.M. (1924): Studies on the comparative physiology of digestion. II. The mechanism of feeding, digestion, and assimilation in *Nephrops norvegicus*. *Br. J. Exp. Biol.*, 1: 343-389.

YOSHIKOSHI, K. (1975): On the structure and function of the alimentary canal of *Tigriopus japonicus* (Copepoda: Harpacticoida). I. Histological structure. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 41: 929-935

## Abkürzungen

ab	Abdominalgang
ad	Anhangsdrüse
af	After
afg	ausführender Gang
ap	Apodem
at	Atrium
b	Bauchmark
bg	Bindegewebe
bgb	bindegewebiges Halteband
bm	Basalmembran
ceü	Cephalothorax
d	Dilatatormuskel
ddz	Drüsenzelle mit elektronendichten Vesikeln
dep	Darmepithel
do	Dornfortsatz des vorderen Oberlippenrandes
dz	Drüsenzelle
ed	Enddarm

elö	Eilegeöffnung
ep	Epithel
ez	Eizelle
ger	granuläres endoplasmatisches Retikulum
gs	Golgi-Stapel
hdz	Drüsenzelle mit elektronendurchlässigen Vesikeln
hmd	hinterer Mitteldarm
hob	hinterer Oviduktblindsack
hv	elektronendurchlässige Vakuolen
k	Zellkern
kd	Kittdrüse
kut	Kutikula
l	Lumen
lab	Labium (Unterlippe)
lbr	Labrum (Oberlippe)
lld	laterale Labraldrüse
lm	Längsmuskel
lt	Lipidtropfen
md	Mandibel
mep	Myoepithel
mi	Mitochondrium
mlD	mediane Labraldrüse
mv	Mikrovilli
naa	Naupliusauge
nv	Nahrungsvakuole
ö	Öffnung
oe	Oesophagus
osg	Oberschlundganglion
ov	Ovar
p	Peraeopode
pe	Pinocytose-Einstülpung
ph	Pharynx
r	Reservoir
rm	Ringmuskel
rst	Rostrum
th	Thorakalsegment
udr	Labialdrüse
um	Unterlippenmuskel
v	Vakuole

ves	Vesikel
vmd	vorderer Mitteldarm
vmdd	vorderer Mitteldarmdivertikel
vob	vorderer Ovidukt-Blindsack
zk	zentraler Kanal der medianen Labraldrüse
zo	Zonula occludens
zv	Zentralvakuole