# Zur Kenntnis der Anatomie und Histologie der Maxillardrüse bei Copepoden.

Von

Dr. phil. Josef Plenk.

(Mit 2 Tafeln und 6 Textfiguren.)

#### I. Einleitung.

Die Maxillardrüse bei freilebenden Süßwassercopepoden wurde zuerst im Jahre 1854 von Zenker (23)1) gesehen und bereits als Exkretionsorgan gedeutet. Doch haben sowohl Zenker als auch später CLAUS (2, 3) und LEYDIG (16) das als gewundenen Kanal dargestellte Organ nur ungenau, ja sogar unrichtig abgebildet, und es blieben zunächst sowohl der Anfangsabschnitt, das Endsäckehen, als auch der Ausführungsgang unbekannt. Auch bei den parasitischen Süßwassercopepoden Lernaeocera (4) und Lamproglena (5) hat CLAUS bloß das Harnkanälchen gesehen. In seiner nur wenig späteren Arbeit über die Schalendrüse einiger freilebender Copepoden (6) sprach aber dieser Autor zunächst die Vermutung aus, daß der bei den Phyllopoden schon bekannte "Anfangsabschnitt" der Drüse auch den Copepoden zukommen müsse, und fand in der Tat bei Diaptomus castor sowie einigen marinen Pontelliden und Calaniden das "ampullenförmige Säckchen". Auch die Ausmündung der Drüse an der Basis des äußeren (ersten) Kieferfußes beobachtete CLAUS bei einigen Formen. Doch erst GROBBEN (10) gelangte zur scharfen Unterscheidung der drei histologisch verschiedenen Abschnitte, die sich sowohl an der Antennendrüse als auch an der Maxillardrüse unterscheiden lassen, und führte dafür die Bezeichnungen "Endsäckchen" und "Harnkanälchen" ein, denen er den mit der Epidermis übereinstimmend gebauten dritten Abschnitt, den

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>) Die in Parenthese befindlichen Ziffern beziehen sich auf die Numerierung im Literaturverzeichnis.

Ausführungsgang, als "Harnleiter" gegenüberstellte. Während diese Arbeit sich auf die Antennendrüse bezog, die bei den Copepoden nur als larvales Organ auftritt, findet sich in der ein halbes Jahr später erschienenen Publikation Grobbens über die Entwicklung von Cetochilus septentrionalis (= Calanus finmarchicus) (11) eine ausführliche Beschreibung und genaue Zeichnung der Maxillardrüse dieses Calaniden. Doch hat Grobben den Trichter — den erst Vejdovský an diesen Exkretionsorganen der Krebse entdeckte — nicht gesehen und konnte "rücksichtlich der Zusammensetzung der Schalendrüse aus Zellen ... nicht ins Klare kommen".

RICHARD (20), der die Maxillardrüse bei einer großen Anzahl Süßwassercopepoden beschrieb, ist auf deren histologischen Bau ebensowenig näher eingegangen wie Hartog (12), der in seiner Beschreibung der Maxillardrüse — eigentlich nur des Harnkanälchens — von Cyclops auch einige unrichtige Angaben macht.

Der Grund für die mangelhafte Kenntnis der Histologie der Maxillardrüse liegt darin, daß die meisten Forscher, die sich mit Copepoden beschäftigt haben, bis in die neueste Zeit Schnitte nur in sehr beschränktem Maße zur Untersuchung heranzogen. Derselbe Umstand kann auch als Ursache dafür gelten, daß so spärliche und ungenaue Angaben über die Maxillardrüse bei parasitischen Copepoden vorliegen, bei denen die geringe Durchsichtigkeit und reiche Entwicklung von Muskulatur, Bindegewebe und oft auch Pigment das Studium jenes Organes am lebenden oder in toto präparierten Tiere behindern. Allerdings konnte Heider (13), der auch Schnitte zur Untersuchung verwendete, bei Lernanthropus "trotz eingehender Nachsuchungen" keine Kieferdrüse finden. Auf ihn beruft sich auch GIESBRECHT (8), wenn er im Anschluß an die Erwähnung der von ihm wohl nicht vollständig gesehenen - Maxillardrüse bei Enterognathus comatulae die Vermutung ausspricht, daß dieses Organ bei parasitischen Copepoden oft rudimentär oder ganz geschwunden sei. Zu derselben Ansicht kommt BRUNTZ (1) bei Chondracanthus gibbosus auf Grund von Injektionen mit Ammoniakkarmin, da letzteres von bestimmten drüsigen Zellen in den Anhängen des Kopfes ausgeschieden wurde, während er eine Maxillardrüse nicht nachweisen konnte.

Hingegen beschreibt MICULICICH (17) bei Brachiella thynni Cuv. (= Thynnicola Ziegleri Miculicich) eine wohlausgebildete, keineswegs rudimentäre Maxillardrüse. Er fand bei diesem Lernaeopodiden auch einen dreizelligen Trichter, wie ihn Vejdovský (22) bei der Antennendrüse von Gammariden und der Schalendrüse von

Isopoden zuerst entdeckt und beschrieben hatte. Die zweite genaue Darstellung der Maxillardrüse bei einem parasitischen Copepoden bezieht sich auf *Mytilicola intestinalis*, einen Darmparasiten von *Mytilus*, den Steuer (21) fand und beschrieb.

Ich habe bei allen untersuchten Copepoden eine wohlausgebildete und keineswegs rudimentäre Maxillardrüse gefunden. Zur Unter-

suchung kamen:

Calanidae: Calanus finmarchicus, C. hyperboreus.

Centropagidae: Diaptomus amblyodon.
Pontellidae: Pontella mediterranea.

Cyclopidae: Cyclops viridis.

Notodelphyidae: Notopterophorus gibber Giesbr. = Doropygus gibber Thor. (7).

Caligidae: Caligus minimus, Lepeophtheirus pectoralis.

Dichelestiidae: Dichelestium sturionis. Lernaeopodidae: Basanistes huchonis.

Die Untersuchung von Chondracanthus und Lernanthropus, die mich besonders interessiert hätte, da bei diesen Formen die Maxillardrüse wohl gesucht, aber nicht gefunden wurde, konnte ich nicht durchführen, da ich kein Material erlangen konnte, das sich zur Anfertigung von Schnitten eignete.

Die Untersuchungen wurden hauptsächlich an Schnittserien, und zwar Paraffinschnitten (4—7 μ) durchgeführt. Zur Fixierung ist den gewöhnlich angewandten Sublimat-Eisessigmischungen Gilsons Gemisch in der Modifikation nach Petrunkewitsch (Lee-Mayer, Mikroskopische Technik, § 63) vorzuziehen, da hier die sonst notwendige Nachbehandlung mit Salpetersäure zur Erweichung des Chitins wegfällt. Meistens wurden dann die Schnitte mit Delafields Hämatoxylin gefärbt, zum Studium des Chitins und der Bindesubstanz aber auch Heidenhains Eisenhämatoxylinfärbung herangèzogen. Bei Diaptomus erwies sich die Fixierung mit Flemmings starkem Gemisch als vorteilhaft; manche feine Plasmastrukturen (z. B. Stäbchenkutikula) werden dadurch schön erhalten. Es gelang aber die Färbung mit Safranin-Lichtgrün sehr schön nur bei sofort weiter verarbeitetem Material.

# II. Beschreibung der Maxillardrüse bei den untersuchten Formen.

Centropagidae.

Ich beginne mit der Besprechung der Maxillardrüse von Diaptomus amblyodon, der in manchen Tümpeln und Wassergräben in der Umgebung Wiens sehr häufig ist. Von nahe verwandten Formen haben schon Claus und Richard den anatomischen Bau der Kieferdrüse beschrieben; außer histologischen Details habe ich daher wenig Neues zu sagen.

Die Drüse liegt bei Diaptomus in einer seitlichen Ausladung des Kopfbruststückes in der Gegend des ersten Maxillarfußes. Das Endsäckchen ist ventral gelegen (Fig. 1), an ihm befindet sich vorn an der Dorsalwand eine meist durch zwei halbmondförmige Klappen eingeengte Öffnung, die in das Harnkanälchen führt. Dieses verläuft zunächst in dorsaler Richtung bis  $a_1$ , biegt hier ventralwärts um und geht knapp unter der Haut bis  $a_2$ , wendet sich hier wieder dorsalwärts und bildet so die zweite Schleife, deren absteigender Ast medianwärts von der ersten liegt. Er zieht dann hinter dem Endsäckehen caudalwärts und läßt sich am Totopräparat bis  $b_2$  verfolgen. Soweit hat auch Claus den Verlauf des Harnkanälchens beschrieben.

Den weiteren Verlauf habe ich nach Schnitten rekonstruiert. Von  $b_2$  zieht das Harnkanälchen in schräg-medianer Richtung bis zur Basis des ersten Maxillarfußes, nach vorn umbiegend nähert es sich dann mehr der Körpermitte und bildet eine bis in die Nähe des Darmes reichende dritte Schleife  $(b_3)$ , deren absteigender Ast ventral vom aufsteigenden verläuft und sich in das Basalglied des 1. Maxillarfußes erstreckt, wo er in den kurzen Harnleiter übergeht (Fig. 6). Während ich diese dritte Schleife, die Claus entgangen war, an Schnittserien feststellte, fand sie Richard bei Diaptomus castor an Zupfpräparaten.

Das Endsäckchen (Fig. 2) ist sehr zartwandig und in einige Zipfel ausgezogen, wodurch einerseits eine Oberflächenvergrößerung, andrerseits die Befestigung an der Körperwand bewirkt wird. Dorsal hängt es mit zarten Fasern am Harnkanälchen. Es wird von allen Seiten vom Blut umspült. Das Endsäckchenepithel bildet eine zarte, homogen erscheinende Basalmembran aus. Die den Kern enthaltenden Zellkörper der Epithelzellen ragen ins Lumen vor und sind untereinander basal durch ein Netzwerk von Plasmasträngen verbunden, zwischen denen der Basalmembran ein plasmatischer Überzug zu fehlen scheint. Im Plasma sind neben feineren Körnchen auch größere rundliche Inhaltskörper zu finden.

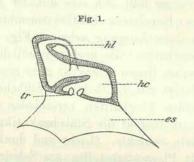
Ganz rostrad liegt in der Dorsalwand des Endsäckchens die Öffnung, die in das Harnkanälchen hinüberleitet. Diese Öffnung ist an ihrem vorderen Rande durch eine halbmondförmige Klappe eingeengt, die von zwei großkernigen Zellen gebildet wird (Fig. 3). Weniger konstant ist eine kleinere ähnliche Klappe am hinteren Rand der Öffnung. Daß diese Klappen dem bei anderen Formen auftretenden Trichter homolog sind, ist ja möglich, aber nicht sicher zu erweisen.

Die ersten beiden Schleifen des Harnkanälchens, die schon CLAUS dargestellt hat, sind zu einer kompakten Masse vereinigt; die Epithelien der aneinander stoßenden Windungen sind an der Basis vereinigt oder durch feine Fasern verbunden (Fig. 2). Sowohl die so entstandenen feinen Lücken wie auch der in der Fig. 2 getroffene größere Sinus ist auf den Präparaten stets mit Blutkoagulum erfüllt. Auch von außen sind die Schleifen von einem Blutraum umgeben, und koaguliertes Blut findet sich ebenfalls zwischen den feinen Konnektivfasern, die die Befestigung des Harnkanälchens an der Körperwand herstellen. Am Harnkanälchen kann man zwei histologisch etwas verschiedene Abschnitte unterscheiden. Das Plasma der ansehnlich hohen Epithelzellen ist in beiden nicht gerade feinkörnig; gegen die Bluträume läßt sich eine dunkler gefärbte Schichte von offenbar zäherer Konsistenz mit Grenzmembran erkennen, von der die Stützfasern ihren Ausgang nehmen (Fig. 4). Zellgrenzen lassen sich nicht unterscheiden; die großen rundlichen Kerne mit dem feinen Chromatingerüst liegen scheinbar ganz regellos verteilt. Gegen das Lumen bildet das Epithel eine Stäbchenkutikula aus, die aber in den beiden Abschnitten verschieden ist (Fig. 4 und 5). Im ersten Abschnitt besteht die Stäbchenkutikula aus einer lichten und einer dunkeln Schichte. (Licht und dunkel bezieht sich auf die Färbung mit Plasmafarbstoffen am Schnitt.) Die "Stäbehen" nehmen ihren Ursprung aus dem in der Randzone feiner gekörnten Plasma der Epithelzellen und durchsetzen beide Schichten kontinuierlich. Der Unterschied in der Färbung dürfte durch das Vorhandensein einer gut färbbaren Zwischensubstanz zwischen den Stäbchen in der inneren Schichte zu erklären sein. Im zweiten Abschnitt ist eine Unterscheidung von zwei Schichten an der Stäbchenkutikula nicht möglich (Fig. 5); die Kutikula ist hier dicker und die Stäbehen sind mächtiger. Diese beiden Abschnitte des Harnkanälchens sind aber nicht scharf gegeneinander abgegrenzt. Von der Umbiegungsstelle der zweiten Schleife an (Fig. 1 a<sub>3</sub>) wird die dunkle Zone immer dünner, die Stäbchen werden mächtiger, bis in der Strecke b1-b2 eine Schichtung in der Stäbchenkutikula nicht mehr unterscheidbar ist. Im weiteren Verlaufe des Harnkanälchens werden die Stäbchenkutikula niedriger und die Stäbchen immer spärlicher, je näher wir der Übergangsstelle in den Harnleiter kommen (Fig. 6).

Der Harnleiter ist ein kurzes flaches Chitinrohr, das von einer kaum merklichen Erweiterung des Harnkanälchens ausgehend an der Medialseite der Basis des ersten Maxillarfußes nach außen mündet. Ebenso wie die Intima des Harnleiters an die Kutikula der Haut, schließt seine Matrix an das Hautepithel an; dieser gleiche anatomische Bau im Verein mit der geringen Länge (ca. 45 µ) des Harnleiters mag die Ursache für die Angabe bei RICHARD sein, daß die Mündung der Drüse in einer Furche (sillon) gelegen sei, womit er wohl den kurzen, geraden Harnleiter gemeint hat.

#### Pontellidae.

Als Vertreter dieser Familie habe ich Pontella mediterranea aus dem Golf von Triest untersucht. Die Lage der Maxillardrüse ist die gleiche wie bei Diaptomus; wie aber schon CLAUS festgestellt hat, ist das Harnkanälchen viel kürzer und ähnelt einem



Schematische Darstellung der Maxillardrüse von Pontella mediterranea.

durch eine unvollkommene Scheidewand geteilten Säckchen (Textfigur 1), das sich vorn in einen engeren, medialwärts bis über den Innenrand des ersten Maxillarfußes reichenden Kanal fortsetzt, der dann caudalwärts umbiegt und sofort in den nach abwärts gekrümmten Harnleiter übergeht.

Gestalt und Bau des Endsäckehens sind nicht viel anders als bei Diaptomus; doch sind die

Epithelzellen weniger zart (Fig. 7). Das Plasma derselben ist von der nämlichen Beschaffenheit wie bei Diaptomus, die Kerne aber sind kleiner (größter Durchmesser 5—6 μ gegen 8 μ bei Diaptomus). Entsprechend der geringen absoluten Größe des Organes — der Copepod erreicht selbst bloß eine Länge von etwa 1 mm — wird das Endsäckehen bloß von wenigen Zellen aufgebaut.

Den Übergang ins Harnkanälchen vermittelt hier ein aus drei Zellen, die ins Lumen des Harnkanälchens hineinragen, gebildeter Trichter. Da sich ein ganz übereinstimmend gebautes Organ auch bei Caligus minimus findet, kann ich auf die unten eingeschaltete Textfig. 3 verweisen.

Das Epithel des Harnkanälchens ist ein Pflasterepithel (Fig. 7 und 8). Das Plasma zeigt ein streifiges Aussehen und enthält zahlreiche Vakuolen an der Basis des Epithels. Eine Differenzierung

des Harnkanälchens in zwei Abschnitte ist angedeutet. Während nämlich im Beginn des Harnkanälchens von einer Stäbchenkutikula nichts zu sehen ist (Fig. 7 h c<sub>1</sub>), finden wir eine solche als ganz zarte Schichte im weiteren Verlauf (Fig. 7 h c<sub>2</sub>), und gegen das Ende des Harnkanälchens wird die Stäbchenkutikula immer stärker (Fig. 8). Die Kerne sind entsprechend der Gestalt des Epithels flach; sie sind viel kleiner als bei Diaptomus; ihr größter Durchmesser beträgt 5—6 μ, während bei Diaptomus die ellipsoidischen Kerne des Harnkanalepithels einen Durchmesser von 13 μ. haben.

Basal vom Harnkanälchenepithel, wo es nicht wieder gegen solches oder an das Endsäckehen grenzt, befindet sich ein Bindegewebe, das aus großen polygonalen Zellen besteht, deren Plasma gut färbbar und reich vakuolisiert ist (Fig. 7). Diese länglichen Vakuolen sind wahrscheinlich auf eingelagerte Reservestoffe zurückzuführen. Das Bindegewebe umscheidet das Harnkanälchen in seinem weiteren Verlauf bis zum Übergang in den Harnleiter.

An der Übergangsstelle in den Harnleiter bemerkt man eine halbmondförmige Falte (Fig. 8f), welche die von der Ventralseite ins Lumen vorspringende Wand des Harnleiters bildet. Der Harnleiter verläuft zuerst ein kleines Stück in derselben Richtung wie das Harnkanälchen, biegt dann rechtwinklig ventralwärts um und verläuft längs einer Chitinleiste, durch Konnektivfasern an derselben befestigt (Fig. 8), bis zur Ausmündungsstelle, die wie bei Diaptomus an der Basis des ersten Maxillarfußes gelegen ist. Der histologische Bau des Harnleiters stimmt wie bei Diaptomus mit dem Bau der Epidermis überein.

#### Calanidae.

Ich behandle diese Familie, die wohl die ursprünglichsten Formen unter den Copepoden einschließt, erst nach den Pontelliden, da der Bau der Kieferdrüse bei beiden Familien wesentlich übereinstimmt, ich aber von Pontella für meine Zwecke konserviertes Material in genügender Menge hatte, während meine aus der Nordsee stammenden Calaniden 1) ursprünglich nicht für histologische Untersuchungen bestimmt waren.

Ich habe Schnitte durch Calanus finmarchicus und C. hyperboreus angefertigt. Bezüglich des anatomischen Baues der Drüse kann ich auf eine Arbeit von CLAUS (6), besonders aber auf die

¹) Dieses Material überließ mir Herr Dr. ALOIS ROGENHOFER, dem ich hier dafür meinen Dank ausspreche.

Beschreibung und Abbildung verweisen, die Großen (11) in seiner Arbeit über die Entwicklung von Cetochilus septentrionalis (= Calanus finmarchicus) gibt.

Ebenso wie in der Form herrscht auch, soweit ich nach dem vorliegenden Material beurteilen kann, im histologischen Bau eine weitgehende Übereinstimmung mit Pontella. Beide von mir untersuchten Calaniden haben an der Maxillardrüse ein zartwandiges Endsäckehen, das von wenigen ins Lumen sich vorwölbenden Zellen gebildet wird, einen dreizelligen Trichter und ein kurzes Harnkanälchen, das von einem niedrigen streifigen Epithel ausgekleidet ist und dem ein relativ langer Harnleiter folgt. Bei Calanus finmarchicus (Fig. 9) erscheint mir noch die besonders mächtige Stäbchenkutikula des Harnkanälchenepithels, sowie der Umstand erwähnenswert, daß das Harnkanälchen nur von wenigen Zellen gebildet wird. Das basal vom Harnkanälchenepithel gelegene Bindegewebe war sehr schlecht erhalten, doch schien mir, daß es von ähnlicher Beschaffenheit sei, wie bei Pontella.

## Cyclopidae.

ZENKER (23) machte die ersten, auf die Schalendrüse von Cyclops bezüglichen Angaben. CLAUS (6) hob dann später hervor, daß der "Drüsenkanal" (Harnkanälchen) bei den Cyclopiden "eine außerordentliche Länge erreicht und zur Bildung eines förmlichen Knäuels zusammengeschlungen liegt". Endsäckehen und Ausführungsgang vermutete CLAUS an den Orten, wo sie wirklich liegen; sehen konnte er sie nicht, da er bloß ganze Tiere zur Untersuchung verwendete. In der beigegebenen Zeichnung ist auch nur der Verlauf des Harnkanälchens richtig, aber etwas unklar dargestellt. HARTOG (12) verwendete zwar auch Schnitte zur Untersuchung, kam aber zu dem merkwürdigen Ergebnis, daß das Harnkanälchen sich mit einer trichterförmigen (by a wide trumpet-shaped) Öffnung in das "Coelom" öffne. Ob nun mit "Coelom" das Endsäckehen oder die Leibeshöhle gemeint ist, geht aus seinen Angaben nicht hervor. RICHARD (20) endlich beschreibt richtig und vollständig die Gestalt der Drüse; in seiner Figur, auf die ich in bezug auf den Verlauf des Harnkanälchens verweisen möchte, sind aber das Endsäckchen und die harnblasenartige Erweiterung des Ausführungsganges nicht eingezeichnet.

Über den zelligen Aufbau der Drüse macht keiner der zitierten Autoren Angaben. Ich fand nun diesbezüglich, daß das Harnkanälchen trotz seiner Länge nur aus wenigen Zellen sich aufbaut. So zählte ich an der Maxillardrüse einer Körperseite bei Cyclops viridis nur acht Kerne, die dem Harnkanälchen angehörten. Das Lumen des Harnkanälchens (Fig. 10) ist durch eine Durchbohrung der Zellen zustande gekommen, also intrazellulär. Eine Stäbchenkutikula ist wieder vorhanden; sie ist im proximalen Teil des Kanals mächtiger als im distalen. Thre Streifung ist lange nicht so schön und deutlich wie bei Diaptomus, doch hebt sich die Stäbchenkutikula wegen ihrer dunkleren Färbung von dem schwach färbbaren, grobkörnigen Plasma der Harnkanalzellen immerhin ganz deutlich ab. Das Harnkanälchen beginnt mit einer ampullenförmigen Erweiterung (Durchmesser 12 µ), deren breite Öffnung ins Endsäckchen durch ein offenbar vom Endsäckchenepithel gebildetes Häutchen (Fig. 10 mb) eingeengt wird. Die Anordnung der zu einer kompakten Masse verschlungenen Schleifen ist aus den Zeichnungen bei CLAUS, HARTOG und RICHARD ersichtlich; die wechselnde Weite des Lumens, die im allgemeinen gegen das Ende zu abnimmt, ist am besten bei RICHARD dargestellt; nirgends aber kommt die Lage des Endteiles des Harnkanälchens zum Ausdruck. Dieser erstreckt sich nämlich in medialer Richtung wagrecht bis über den ersten Maxillarfuß und geht dort in den Harnleiter über (Fig. 10). Sein Durchmesser beträgt hier gegen 3 μ.

Wenn auch die Lage der Drüse im allgemeinen bei Cyclops die gleiche ist wie bei Diaptomus, so liegt doch ein bemerkenswerter Unterschied in der Verschiebung des Endsäckchens aus der ventralen Lage, die es bei Calaniden, Centropagiden und Pontelliden einnimmt, medianwärts von der Hauptmasse der Harnkanalwindungen (Fig. 10). Nur ventral vom Endabschnitte des Harnkanälchens weist das Endsäckchen eine stärkere Entwicklung in die Breite auf; der langgestreckte caudale sowie der kürzere vordere Zipfel sind schmal. Der histologische Aufbau ist der gleiche wie bei Diaptomus; doch wird das Endsäckchen nur von wenigen, etwa fünf Zellen gebildet.

Der Harnleiter beginnt mit einem kurzen Rohr, welches an das Endstück des Harnkanälchens anschließt und in derselben Richtung wie dieses verläuft. Ventralwärts umbiegend erweitert es sich zu einer Art Harnblase (Fig. 10), an welche ein kurzer enger Ausführungsgang anschließt, der an der Innenfläche der Basis des ersten Maxillarfußes nach außen mündet. Der Harnleiter wird von einem Epithel gebildet, das mit dem Hautepithel übereinstimmt. Eine zarte chitinige Intima ist vorhanden, die in dem an das Harnkanälchen anschließenden Rohrabschnitt nach innen vorspringende,

ringförmige Verstärkungsleisten aufweist. Solche Leisten, wenn auch zarter und spärlich, finden sich noch an der Intima der Harnblase; im Ausführungsgang aber fehlen sie vollständig. Der ganze Endabschnitt der Maxillardrüse liegt inmitten der reichen Muskulatur des ersten Kieferfußes.

## Notodelphyidae.

Bei dieser Familie sind die Angaben über die Maxillardrüse äußerst spärlich. Während Kerschner (14) schreibt, daß er sich "über die Gestalt der Schalendrüse noch nicht klar geworden" ist, — offenbar hat er also etwas von ihr gesehen — kommt Pesta (19) zu der Ansicht, daß den Notodelphyiden ebenso wie dem Lernanthropus dieses Organ fehlt, wobei er sich auf Heider (13) beruft. Während ich von Lernanthropus kein frisches Material bekommen konnte, war ich imstande, bei Notopterophorus gibber Giesbr. (= Doropygus gibber Th.) aus dem Kiemendarm von Ciona intestinalis die Maxillardrüse nachzuweisen.

Im anatomischen Bau der Drüse ist eine gewisse Ahnlichkeit mit den bei Cyclops vorgefundenen Verhältnissen nicht zu verkennen. Hier wie dort liegt das Endsäckchen medianwärts von der Hauptmasse des Harnkanälchens, welches aber bei Doropygus viel kürzer ist als bei Cyclops und sich in seiner Gestalt der Säckehenform nähert, die wir bei den marinen Fischparasiten der Copepodengruppe finden. Das Harnkanälchen entspringt an der Lateralwand des Endsäckehens als ziemlich enges flaches Rohr (Fig. 11 h c1), das sich rasch zu einer mächtigen, dem Endsäckehen an Volumen nahekommenden Ampulle erweitert, von der, ähnlich wie bei Cyclops, ein engerer horizontaler Kanal medianwärts zieht, dann nach hinten umbiegend sich bis zur Basis des ersten Maxillarfußes erstreckt, wo er in den engen, ziemlich kurzen Harnleiter übergeht. Das Endsäckchen liegt medianwärts von der Ampulle des Harnkanälchens, ventral von dessen Endabschnitte, den es mit einem breiten dorsalen Zipfel umgreift, so daß man nach manchen Querschnittsbildern glauben könnte, das Endsäckehen werde vom Harnkanälchen durchbohrt.

Die histologischen Verhältnisse der Drüse von Doropygus erinnern insofern an Cyclops, als auch hier nur wenige Zellen sich am Aufbau beteiligen. Die Wand des Endsäckchens wird von einem Epithel gebildet, dessen zarte Basalmembran an Bluträume grenzt, während sich die Zellen papillös ins Lumen vorwölben. Das Plasma der Zellen ist grobkörnig und enthält zahlreiche Exkrettropfen von verschiedener, oft recht bedeutender Größe (Fig. 11 exkr).

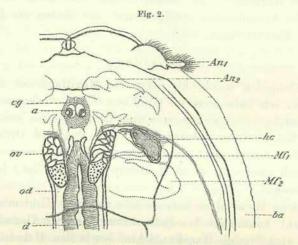
Über die Art und Weise, wie sich das Harnkanälchen ins Endsäckehen öffnet, bin ich nicht ganz ins klare gekommen. Das flache Rohr, das den Anfangsteil des Harnkanälchens vorstellt, ist durch eine nur dünne Membran vom Endsäckehen getrennt (Fig. 11 mb), eine offene Kommunikation habe ich nirgends mit Sicherheit beobachtet. In seinem weiteren Verlauf wird das Harnkanälchen von einem flachen Epithel mit sehr spärlichen Kernen ausgekleidet, das durch eine derbe Basalmembran gegen das darunterliegende Bindegewebe bzw. Endsäckchenepithel abgegrenzt wird, gegen das Lumen aber eine Stäbchenkutikula ausbildet (Fig. 11).

Der Harnleiter ist sehr eng und schließt sich im histologischen Bau an die Körperhaut an. Seine Intima läßt keine Skulptur erkennen. Die Ausmündung erfolgt innen und hinten am Basalglied des ersten Maxillarfußes.

## Caligidae.

Bei Caligiden wurde bis jetzt die Maxillardrüse noch nicht beschrieben. Ich habe zwei im Golf von Triest vorkommende Formen untersucht: Caligus minimus und Lepeophtheirus pectoralis, die beide an Labrax lupus schmarotzen. Der Bau der Drüse ist bei diesen beiden Arten nicht wesentlich verschieden; meine Angaben beziehen sich aber, wo es nicht anders angegeben ist, immer auf Caligus minimus.

Lebendes Material zu untersuchen war mir nicht möglich. Am Totopräparat konnte ich bei Betrachtung von der Dorsalseite erst dann das sackförmige Harnkanälchen sowie den Harnleiter wahrnehmen, nachdem ich aus Schnitten schon über Bau und Lage der Drüse orientiert war. Die Lage der Drüse ist wie bei den freilebenden Copepoden in der Kopfregion, in der Gegend der Maxillarfüße (Textfig. 2). Infolge der dorsoventralen Abplattung und mächtigen lateralen Verbreiterung des Cephalothorax erscheint aber die Drüse mehr der Sagittalebene genähert, indem lateralwärts von ihr noch der napfartig gestaltete Randabschnitt des Kopfbruststückes liegt, der von einem scharfen Chitinband umsäumt wird (Textfig. 2 ba). Wie bei Diaptomus und den Calaniden liegt auch bei den Caligiden das Endsäckchen ventral vom Harnkanälchen; letzteres hat hier vollständig die Gestalt eines bohnenförmigen Säckehens angenommen, an dessen Ventralwand sich vorn der Harnleiter anschließt und in schrägmedialer Richtung zur Basis des ersten Maxillarfußes hinzieht (Textfig. 2). Das Harnkanälchen ist der Dorsalwand des Körpers stark genähert und durch Konnektivfasern mit ihr verbunden; eaudalwärts wird es flacher und ist mit einem breiten Band an der ventralen Körperwand befestigt (Fig. 12bb). Ventral vom Harnkanälchen liegt das Endsäckchen, das im übrigen von einem mächtigen Blutsinus umgeben ist (Fig. 12). Die Wand des Endsäckchens, soweit es nicht ans Harnkanälchen grenzt, ist in zahlreiche Zipfel ausgezogen, durch die sowohl die Befestigung des Endsäckchens an der ventralen Körperwand bewirkt als auch der umgebende Blutsinus in ein Lakunensystem zerlegt wird, das von ähnlicher Bedeutung für die Blutstauung sein dürfte, wie das Wundernetz in den Malpighischen Körperchen der Wirbeltierniere.

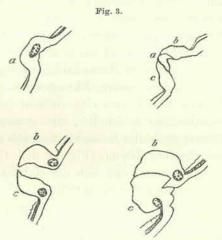


Vorderstes Stück des Cephalothorax von Lepeophtheirus pectoralis.  $An_1$ ,  $An_2$  erste, zweite Antenne,  $Mf_1$ ,  $Mf_2$  erster, zweiter Maxillarfuß; cg Cerebralganglion, a Auge, ov Ovarium, od Ovidukt, d Darm,  $\times$  Harnleiter, ba das den Rand des Kopfes umsäumende scharfe Chitinband.

Beim Studium der Histologie fällt vor allem die reiche Entwicklung des Endsäckchenepithels auf. Auch hier ist eine Basalmembran vorhanden, die entsprechend dem im allgemeinen viel derberen Charakter der Gewebe der Caligiden nicht so zart ist wie z. B. bei Pontella. Die Endsäckchenepithelzellen sind an der Ventralwand, die durch die Zipfelbildung stark vergrößert ist, zahlreich und keulenförmig. Sie sitzen mit schlanken Stielen der Basalmembran auf, während die kolbigen Enden enge zusammengepreßt und dabei gegeneinander verschoben sind, so daß selbst in der Anordnung der Kerne der epitheliale Charakter des Gewebes nur selten klar zutage tritt. Die Epithelzellen der Ventralwand des Enden

säckchens ragen aber nur gegenüber dem noch zu besprechenden Trichter frei ins Lumen hinein; sonst kommt es überall zu ihrer Verklebung mit jenen der Dorsalwand beziehungsweise in den Zipfeln, wo Teile der reichgefalteten Ventralwand einander gegenüber stehen, zur Verklebung der diesen Wandabschnitten angehörigen Zellen untereinander (Fig. 12). Das Epithel der Dorsalwand ist zum Teil niedriger und breiter, daher Kerne spärlicher zu finden sind; so in der Umgebung des Trichters. Wo aber eine Verklebung mit den Kolbenzellen der Ventralwand stattfindet (Fig. 14), ist das Epithel der Dorsalwand als Zylinderepithel zu bezeichnen; je 8-20 Kolbenzellen der Ventralwand bilden einen Pfropf, der sich dicht an dieses Zylinderepithel anlegt. In der Zone ventral vom Umschlags-

rande des Endsäckchens sind beide Wände einander stark genähert, die Epithelien niedrig, aber auch hier fast kontinuierlich verklebt. Das Epithel der Außenwand besteht hier aus breiten Pflasterzellen, die durch kurze Stiele mit der Basalmembran zusammenhängen. In den besonders in der caudalen Portion des Endsäckehens reichlich ramifizierten Zipfeln entstehen durch Verklebung der kolbigen Enden der Epithelzellen sternförmige Massen, die mittelst der von ihnen ausstrahlenden basalen Stiele inmitten des Hohlraumes befestigt sind.



Vier aufeinander folgende Schnitte durch den Trichter von Caligus. a, b, c die drei Trichterzellen. Vergr. 950.

Das Lumen des Endsäckehens ist somit bis auf den den Trichter umgebenden Raum zu einem System von Lücken zwischen den Zellpfropfen und Basalstielen eingeengt.

Die Kommunikation zwischen Endsäckehen und Harnkanälchen vermittelt der aus drei Endsäckehenzellen gebildete Trichter (Fig. 12). Besser als eine Beschreibung illustriert nebenstehende Textfig. 3, die eine Serie von vier Schnitten durch den Trichter wiedergibt, dessen Bau. Die Bedeutung des Trichters ist offenbar die eines Klappenventils, welches wohl Flüssigkeit aus dem Endsäckehen ins Harnkanälchen austreten läßt, ein Zurückströmen aber verhindert.

Das Harnkanälchen wird von einem drüsigen Pflasterepithel ausgekleidet (Fig. 12-15). Basal liegt in diesem Epithel eine Schichte feinkörnigen, sich dunkel färbenden Plasmas, in dem die zahlreichen Kerne meist in paarweiser Anordnung liegen. Ob man daraus auf eine typische Zweikernigkeit der Harnkanalzellen schließen darf, wie es MICULICICH bei Brachiella getan hat, wo er dieselbe Erscheinung am Harnkanälchenepithel beobachtete, oder ob bei der Fixierung ein Zerfall des Kernes einzutreten pflegt, wage ich nicht zu entscheiden. Gegen das Lumen zu ist eine zweite Plasmaschichte differenziert. An der Grenzlinie gegen die basale Schichte liegen meist zahlreiche Vakuolen (Fig. 13). Die innere Schichte bildet oft ganz mächtige ins Lumen vorspringende Zapfen und Wülste, besonders bei Lepeophtheirus, an günstigen Stellen ist ferner eine zarte Streifung normal zur Oberfläche in der sonst homogen erscheinenden Substanz wahrzunehmen; wir haben also diese Schichte wohl als Stäbchenkutikula aufzufassen.

Basal vom Harnkanälchenepithel liegt, außer dort, wo es ans Endsäckchen grenzt, Bindegewebe. An der Dorsalwand des Harnkanälchens ist stets eine einfache oder geschichtete Lage von Bindegewebszellen vorhanden, die gemeinsam mit den Matrixzellen des Hautepithels die Konnektivfasern ausbilden, welche zur Befestigung des Organes dienen (Fig. 12 und 13), während ich niemals beobachten konnte, daß sich die Harnkanälchenepithelzellen an der Bildung solcher Fasern beteiligen, wie dies bei Diaptomus und Cyclops der Fall ist. An dieser Stelle will ich auch das konstante Auftreten eines kleinen Muskels erwähnen (Fig. 15 m), der sich sowohl bei Caligus minimus als auch bei Lepeophtheirus an der medialen Harnkanalwand in der Nähe des Überganges in den Harnleiter inseriert.

Der Harnleiter (Fig. 15) ist ein Epithelschlauch mit einer chitinigen Intima. In der Nähe der Mündung nach außen ist das Epithel flach, gegen das proximale Ende des Harnleiters wird es höher; es schließt sich direkt an die Matrix der Haut an, ebenso wie die Intima des Harnleiters an die Hautkutikula. Die Intima bietet ein ähnliches Bild, wie wir es bei der Betrachtung von Insektentracheen sehen. Doch ist hier kein Spiralband vorhanden, sondern es verlaufen in einer Grundsubstanz von wenig färbbarem Chitin Ringe und Spiralen, die sich sowohl mit Eisenhämatoxylin als auch mit Plasmafarbstoffen dunkel färben. Diese Ringelung wird gegen das proximale Ende des Ganges schwächer; in einer kurzen Zone erscheint dann die Kutikula zart und homogen (in Fig. 15 ist in dieser Zone

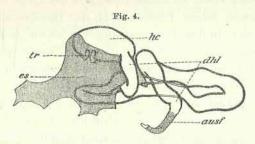
der Harnleiter angeschnitten gezeichnet, ebenso ein Stück weiter unten). Am Beginn des Harnleiters verlaufen in der zarten Kutikula ringförmige Fasern von wahrscheinlich anderer Beschaffenheit als die Ringeln im distalen Teil, da sie sich auch mit Delafields Hämatoxylin fast schwarz färben (Fig. 15 f). Der Durchmesser des Harnleiters beträgt bei Caligus 14 µ, bei Lepeophtheirus nur 7-8 µ.

Die Ausmündung erfolgt auf der Innenseite der Basis des 1. Maxillarfußes. Der Mündungsporus ist von einem zarten Chitinkragen umgeben (chk), dessen Zweck wohl der ist, nach Art eines Ventilschlauches ein Einströmen des Wassers von außen in den Harnleiter zu verhindern.

#### Dichelestiidae.

In einer Arbeit von CLAUS (3) findet sich eine kurze Erwähnung der Schalendrüse bei Lamproglena, einem Süßwasserdichelestiiden, ferner hat STEUER (21) die Maxillardrüse von Mytilicola intestinalis anatomisch und histologisch genau beschrieben; sonst finden sich keine Angaben, die sich auf die Maxillardrüse bei dieser Familie der Copepoden beziehen.

Ich habe Dichelestium sturionis untersucht, das auf den Kiemen von Acipenser sturio schmarotzt. Meine Exemplare stammten von im



Linke Maxillardrüse von Dichelestium sturionis von der Medialseite betrachtet. Rekonstruktion.

Golfe von Triest gefangenen Fischen. Die Maxillardrüse liegt in den seitlichen Ausladungen des Cephalothorax (Fig. 16) größtenteils caudal vom ersten Maxillarfuß. Endsäckehen und Harnkanälchen erinnern in ihrer Lage und Gestalt sowie im feineren Bau sehr an die bei Caligiden beobachteten Verhältnisse (Textfig. 4). An das Harnkanälchen schließt ein langer, achterähnlich gewundener, drüsiger Gang an, der in ein engeres, am Ende hakig gekrümmtes Endstück übergeht, das ohne Zweifel dem Harnleiter homolog ist und an der Basis des ersten Maxillarfußes nach außen mündet. Ob

jener schleifenförmige Drüsenkanal ein Abschnitt des Harnkanälchens oder des Harnleiters ist, muß eine offene Frage bleiben, bis das Studium der Ontogenese den mesodermalen oder epidermalen Ursprung dieses Abschnittes feststellt. Die Gründe, warum ich das letztere für wahrscheinlicher halte, weshalb ich den fraglichen Drüsenkanal auch als "drüsigen Abschnitt des Harnleiters" bezeichne, werde ich später anführen.

Das Endsäckehen liegt ventral vom Harnkanälchen (Textfig. 4, Fig. 16), von einem mächtigen Blutsinus umgeben. Die ventrale Wand ist ähnlich wie bei Caligus in Zipfel ausgezogen, von denen besonders ein langer caudaler Zipfel zu erwähnen ist, der schon bei den freilebenden Copepoden angedeutet, auch bei Caligus zu finden, bei Dichelestium aber mächtig entwickelt ist. Im histologischen Bau des Endsäckchenepithels kann man sozusagen ein Fortschreiten in der bei den beschriebenen Caligiden angezeigten Richtung konstatieren. Auf der zarten, bei starker Vergrößerung (Fig. 17) doppelt kontourierten Basalmembran sitzen die langgestreckten Epithelzellen, die, in das Lumen hineinragend, auf mannigfache Weise miteinander verkleben und gleich zelligen Platten und Strängen das Lumen des Endsäckehens durchziehen (Fig. 16). Bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 17) sehen wir, daß dichteres, sich dunkler färbendes Plasma einen zentralen Strang in der Zelle bildet, der sich mit einem Bündel feiner Fäserchen an der Basalmembran inseriert. Umgeben ist der dunkle Plasmastrang von einem lichter gefärbten Mantel, in dem sich ein von dem dunkeln Plasma gebildetes Netzwerk ausbreitet, so daß ein wabiger Bau zustande kommt. In den ellipsoidischen Kernen kann man den Nucleolus und das schwächer gefärbte Kerngerüst deutlich erkennen. In den langen, das Lumen durchziehenden Strängen liegen zahlreiche Kerne hintereinander. Auf einem Schnitt sieht man jeden Strang nur an wenigen Stellen mit der Basalmembran im Zusammenhang; ein genaues Studium der Schnittserien lehrt aber, daß ein solcher Strang aus zahlreichen, von verschiedenen Seiten herantretenden und in die Richtung des Stranges umbiegenden langgestreckten Zellen gebildet wird und jeder solchen Zelle ein Kern entspricht. Da man aber zahlreiche Kerne auch in der Nähe der Basis der Zellen findet, dürften in den meisten Zellen zwei, in den besonders langgestreckten sogar mehrere Kerne vorkommen.

Auch bei Dichelestium vermittelt ein besonderer Trichterapparat die Kommunikation des Endsäckehens mit dem Harnkanälchen. Dieser Trichter ist aber ganz anders beschaffen als der dreizellige

Trichter von Pontella und Caligus. Es ragt nämlich hier ein von zahlreichen Endsäckehenzellen gebildeter Pfropf in das Lumen des Harnkanälchens hinein (Fig. 16). Die den Pfropf bildenden Zellen sind sehr langgestreckt und entspringen größtenteils von entfernteren Wandabschnitten, während die drei Trichterzellen etwa von Caligus dem Rande des Trichters angehören. Der Zellpfropf wird von einem Kanal durchsetzt, der die Kommunikation herstellt.

Das Harnkanälchen ist ein ovales Säckchen, dorsal vom Endsäckehen und ziemlich nahe der Dorsalwand des Körpers gelegen, mit der es durch zelliges Bindegewebe, in dem hie und da auch Fasern verlaufen, verbunden ist (Fig. 16, 18). Ausgekleidet ist dieses Säckchen von einem sehr flachen Pflasterepithel, in dem, wie bei Caligus, Zellgrenzen nicht wahrzunehmen sind. Die zahlreichen scheibenförmigen Kerne liegen in dem ziemlich grobkörnigen Plasma nahe der Basis des Epithels (Fig. 18), während gegen das Lumen eine stellenweise ganz mächtige Stäbchenkutikula ausgebildet wird, die aber offenbar eine sehr hinfällige Bildung ist, da ich bei den meisten sonst recht gut erhaltenen Exemplaren nicht viel von ihr zu sehen bekam (Fig. 16, 19).

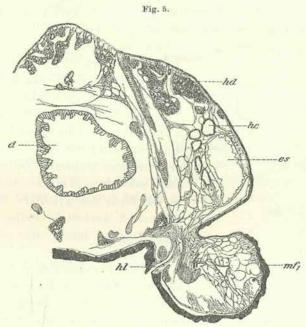
Vorn ist das Harnkanälchen in einen Zipfel ausgezogen, der sich der Medianebene nähert und in den Harnleiter hinüberführt (Fig. 19). Dieser Zipfel steckt in einer bindegewebigen Scheide, in der auch zahlreiche Muskelfasern (mf) verlaufen. Eine fast kreisförmige Falte (f) markiert den Übergang in den Harnleiter. Da nämlich hinter dieser Falte die derbe Chitinkutikula beginnt, die für den meiner Auffassung nach "drüsigen Abschnitt des Harnleiters" charakteristisch ist, verlege ich den Beginn des Harnleiters hierher, obwohl zunächst ein kurzes Stück noch von niedrigem Epithel gebildet wird und in derselben muskulösen Scheide steckt, wie der Zipfel des Harnkanälchens, an den er anschließt. Hierauf biegt der Harnleiter ventralwärts um und beschreibt einen kurzen, mit der Konkavität nach außen gerichteten Bogen von mehr als 180° (erscheint daher auf Fig. 19 ein zweitesmal querdurchschnitten). Am Beginn der Umbiegungsstelle wird das Epithel des Harnleiters ein hohes, von schlanken Zellen gebildetes Zylinderepithel, das gegen das Lumen eine derbe chitinige Intima ausbildet (Fig. 19). Das Plasma dieser Epithelzellen zeigt eine deutliche streifige Struktur normal zur Oberfläche. Die rundlichen Kerne liegen näher der Oberfläche als der Basis. Mehr oder weniger oberflächlich von den Kernen ist eine feine Schichte sich dunkel färbender Stäbehen zu beobachten, die auf dem Schnitt wie eine gestrichelte Linie erscheint. Knapp unter der chitinigen Intima des Kanals liegt eine dunkler gefärbte Plasmaschichte, welche ähnlich einer Stäbehenkutikula gebaut ist. Die Intima zeigt, wie aus der Betrachtung eines Längsschnittes hervorgeht (Fig. 20 dhl), eine regelmäßige ringförmige Faltung, der auch die innere Stäbehenschichte folgt. Durch diese Einrichtung wird, ohne daß Verdickungsleisten entstehen, die Versteifung des Lumens nach demselben Prinzip bewirkt, das wir bei gerippten Schläuchen angewendet sehen.

Was den Verlauf des Harnleiters betrifft (Textfig. 4), so umgreift er nach Beschreibung des oben erwähnten kurzen Bogens den rostraden Zipfel des Endsäckchens, an dessen lateraler Wand er dann nach rückwärts zieht. Beiläufig unter dem caudalen Ende des Endsäckchens kehrt er um und beschreibt eine zweite, weit nach vorn reichende Schleife, kommt dann wieder in die Nähe des Anfangsteiles zurück und verläuft von hier in einer S-förmigen Windung hinab bis zur Basis des ersten Maxillarfußes, wo er sich zu dem eigentlichen Ausführungsgang verengt (Fig. 20), der zuerst noch ein Stück tiefer in das Basalglied des ersten Maxillarfußes eindringt, dann, einen nach aufwärts und rückwärts gerichteten Bogen bildend, an der caudalen Fläche dieser Extremität knapp an deren Basis nach außen mündet.

Der Übergang des drüsigen Abschnittes des Harnleiters in den engen Ausführungsgang erfolgt allmählich, aber ziemlich rasch (Fig. 20). Das Epithel wird niedrig, die Intima zarter und zeigt eine ähnliche Struktur, wie beim Harnleiter von Caligus, indem in der lichteren Grundsubstanz des Chitins sich intensiv färbende Ringe verlaufen (Fig. 22). Das Lumen dieses Endabschnittes hat einen halbmondförmigen Querschnitt (Fig. 21). Auffallend ist, daß auch die Wandungen der Durchbohrungsstelle in der mächtigen Hautkutikula, wo der Harnleiter nach außen mündet, dieselben ringförmigen Differenzierungen zeigen, wie die Intima des Endabschnittes, ferner, daß auch das Plasma der Epithelzellen desselben noch eine streifige Struktur aufweist, wie im drüsigen Teil, und ebenso die Stäbchen unter der Intima noch angedeutet sind (Fig. 21) Diese beiden Eigentümlichkeiten lassen sich außer dem Vorhandensein der Kutikula für die Annahme ins Treffen führen, daß der lange, gewundene Kanal ein drüsiger Abschnitt des Harnleiters ist, der, die Richtigkeit dieser Deutung vorausgesetzt, bei Dichelestium eine auffallende Ausbildung zeigt. Der Mündungsporus ist wie bei Caliqus mit einem zarten Chitinkragen umgeben (Fig. 22).

### Lernaeopodidae.

Von einem marinen Vertreter dieser Familie, von Brachiella thynnicola, hat Miculicich (17) die Maxillardrüse beschrieben. Er fand, daß auch hier das "Coelomsäckehen", das "Nephridium" und der Harnleiter die Drüse zusammensetzen. Er beschreibt ein bereits ähnlich ausgebildetes Endsäckehenepithel, wie ich es bei Caligus, Dichelestium und dem noch zu besprechenden Basanistes huchonis gefunden habe, einen dreizelligen, mit einem Ringmuskel ausgestatteten



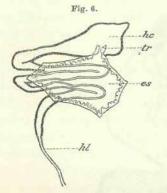
Querschnitt durch Basanistes huchonis in der Kopfregion. d Darm, hd Hautdrüsen,  $mf_1$  erster Maxillarfuß. Vergr. 45.

Trichter und ein sackförmiges Harnkanälchen. An der Intima des Harnleiters sah Miculicich "eine feine, aber deutlich ausgeprägte Ringelung".

Ich habe eine Süßwasserform aus dieser Familie untersucht, Basanistes huchonis, der auf den Kiemen von Salmo hucho oft in großen Mengen vorkommt. Mein Material stammte aus der Donau.¹) Auch bei Basanistes sind alle drei Bestandteile der Drüse wohl ausgebildet: das Endsäckchen, das Harnkanälchen, das bei dieser Süßwasserform wieder die Gestalt eines langen schleifenförmigen Kanals

<sup>1)</sup> Ich verdanke es der Freundlichkeit des Herrn Dr. Neresheimer.

hat, und der enge Harnleiter mit der charakteristischen Intima. Die Lage der Drüse ist in den seitlichen Ausladungen des Kopfabschnittes oberhalb der Ansatzstelle der großen Maxillarfüße, die den Haftapparat der Lernaeopodiden bilden.¹) Das Endsäckchen liegt aber hier am weitesten lateral (Textfig. 5) und nahe unter der Körperhaut, an der es durch die flachen Zipfel der Endsäckchenwand, stellenweise auch durch besondere bindegewebige Bildungen fixiert ist. Das Endsäckchenepithel bildet eine resistente Basalmembran aus (Fig. 23); die zahlreichen Epithelzellen ragen kolbenförmig ins Lumen vor, mitunter kommt es auch durch Verklebung der freien Enden zu bogenförmigen und pfropfenähnlichen Bildungen. Die Kerne liegen meistens in der Nähe der Basis, seltener dem freien



Linke Maxillardrüse von Basanistes huchonis von der Lateralseite betrachtet. Rekonstruktion.

Ende genähert. Die oft beobachtete Mehrkernigkeit dürfte durch Zerfall des Kernes zustande gekommen sein.

Den Übergang ins Harnkanälchen vermittelt ein Trichterapparat (Fig. 23), der aber nicht wie bei Brachiella aus drei, sondern mehreren Zellen besteht. Das Vorhandensein muskulöser Elemente in der Basis des Trichters konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen, da gerade diese Portion immer sehr schlecht erhalten war.

Das Harnkanälchen beginnt am caudalen Ende des Endsäckchens mit einem dorsal von diesem gelegenen

Bulbus, von dem ein Blindfortsatz sich mehr oder weniger weit nach hinten erstreckt (Textfig. 6). Nach vorn verjüngt sich der Bulbus zu einem Rohr, das dorsal und medial vom Endsäckehen über dessen rostrade Wand hinaus nach vorn reicht, wo es wieder eine kleine Anschwellung aufweist. Von hier schlängelt sich das Harnkanälchen längs der medialen Wand des Endsäckehens in zwei Serpentinen nach abwärts (vgl. auch Textfig. 5). Der nach vorn verlaufende Ast der zweiten Windung biegt im vordersten Drittel der gesamten Längenerstreckung des Organes scharf ventral und medialwärts um und geht nach einer kurzen Strecke in den Harnleiter über.

¹) Da an der Basis dieses Fußes die Maxillardrüse nach außen mündet, muß ich ihn im Gegensatze zu den Autoren als ersten Maxillarfuß auffassen.

Das Lumen des Harnkanälchens erscheint auf den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitten bei schwacher Vergrößerung von einem dunklen Saum eingefaßt (Textfig. 5), der sich bei Anwendung stärkerer Systeme als das durchschnittene flache Epithel erweist. Das Plasma der Epithelzellen weist eine streifige Struktur auf; Stäbchenkutikula konnte ich keine sehen, was indessen mit Rücksicht auf die nicht einwandfreie Konservierung der Tiere noch nicht beweist, daß sie nicht vorhanden ist. Außen liegen dem drüsigen Epithel hohe Bindezellen in epithelialer Anordnung an, die mittelst ihrer Fasern die Schleifen des Harnkanälchens untereinander, mit der Endsäckchenwand und den anderen benachbarten Organen verbinden.

Der Harnleiter ist im Vergleich zum Harnkanälchen (Durchmesser der Schleifen ca. 50 μ) eng (12 μ), hat einen kreisförmigen Querschnitt und einen schwach S-förmig gekrümmten Verlauf. Über seinen histologischen Bau ist nichts Neues zu sagen. Matrix und Intima des Epithelschlauches schließen sich an die entsprechenden Elemente der Körperhaut an. Die Intima zeigt die schon bei Caligus beschriebene Struktur. Die Mündung nach außen liegt im caudalen Teil der medialen Fläche des Haftfußes (ersten Maxillipeden) nahe seiner Basis und ist ein einfacher Porus.

## III. Zusammenfassung.

Eine Vergleichung der soeben mitgeteilten Untersuchungen und der Beobachtungen anderer Autoren bestätigt zunächst eine Beobachtung, die zuerst Großen gemacht hat, nämlich daß das Harnkanälchen bei Süßwasserformen bedeutend länger ist als bei marinen. Bei den freilebenden Copepoden ist das schon lange bekannt, trifft aber auch für die Parasiten zu. Für die marinen blutsaugenden Fischparasiten (Caligiden, Dichelestium, Brachiella) ist ein sackförmiges Harnkanälchen charakteristisch, während Notopterophorus in bezug auf sein Harnkanälchen den freilebenden marinen Formen nähersteht. Der Süßwasserparasit Basanistes hat wieder ein langes Harnkanälchen gleich den freilebenden Süßwassercopepoden im Gegensatze zu Brachiella, die nach MICULICICH ein sackförmiges Harnkanälchen zeigt. Es kann wohl kaum bezweifelt werden, daß gewisse, uns allerdings nicht bekannte, durch das Süßwasserleben bedingte Ursachen diese Verlängerung des Harnkanälchens bewirken. Ich will versuchen, von diesem Standpunkte aus auch die bei Dichelestium sturionis vorliegenden Verhältnisse zu erklären. Bekanntlich steigt der Wirt dieses Copepoden, Acipenser sturio, zur Laichzeit in die Flüsse hinauf, und man muß wohl annehmen, daß seine Schmarotzer diese Wanderung mitmachen. Dichelestium sturionis muß also ans Salzwasser und ans Süßwasser angepaßt sein. In bezug auf die Maxillardrüse käme dies darin zum Ausdruck, daß der von mir als "Harnkanälchen" bezeichnete Abschnitt dem sackförmigen Harnkanälchen der marinen Fischparasiten entspricht, während der schleifenförmige Drüsenkanal, den ich den "drüsigen Abschnitt des Harnleiters" genannt habe, physiologisch das lange Harnkanälchen der Süßwassercopepoden ersetzt, wobei es im Prinzip gleichgültig ist, ob dieser Drüsenkanal vom Harnkanälchen oder vom Harnleiter aus entstanden ist. Doch glaube ich die größere Wahrscheinlichkeit der zweiten Deutung bewiesen zu haben; für die erste spricht nur die Gestalt und Länge des Kanals sowie gewisse Plasmastrukturen, die sich aber ungezwungen als Parallelerscheinungen erklären lassen, während eine chitinige Intima, die noch dazu in kontinuierlichem Zusammenhang mit der Intima des ohne Zweifel als Harnleiter anzusprechenden Endabschnittes und mit der Hautkutikula steht, meines Wissens beim Harnkanälchen niemals vorkommt. Dies ist auch der wichtigste Beweis für meine Auffassung des Drüsenkanals.

Bezüglich des Endsäckehens können wir feststellen, daß die ursprüngliche Lage wohl die ventral vom Harnkanälchen ist. Wir finden sie bei den Calaniden, Pontelliden und Centropagiden, ferner bei Caligus und Dichelestium. Bei Cyclops und Doropygus ist das Endsäckchen gegen die Körpermitte verschoben; bei den Lernaeopodiden liegt es umgekehrt lateral, respektive sogar dorsal (Brachiella) vom Harnkanälchen. Zipfel der Endsäckchenwand bewirken nicht nur die Befestigung des Organs, sondern auch eine Vergrößerung der Oberfläche, was für den esmotischen Flüssigkeitsaustausch mit dem das Endsäckehen umspülenden Blute von Bedeutung ist. Auch eine Blutstauung und Erhöhung des Blutdruckes wird durch reiche Zipfelbildung zustande kommen, worauf bei Caligus schon hingewiesen wurde. Das Endsäckehen ist bei den blutsaugenden Fischparasiten relativ größer als bei den anderen Formen und hat auch ein reicher entwickeltes Epithel. Es beteiligen sich hier nicht nur viel zahlreichere Zellen am Aufbau der Endsäckchenwand, sondern diese Zellen sind auch mächtig kolbenförmig entwickelt, am wenigsten noch bei der Süßwasserform Basanistes huchonis.

Einen dreizelligen Trichter haben in der Ordnung der Copepoden MICULICICH bei Brachiella und ich bei Calanus, Pontella und den

Caligiden gefunden. Auch Dichelestium und Basanistes besitzen einen Trichterapparat an der Übergangsstelle aus dem Endsäckehen ins Harnkanälchen, doch wird dieser Trichter von zahlreichen Zellen gebildet. Einen Ringmuskel, wie ihn MICULICICH beschreibt, konnte ich nirgends finden. Den Trichter hat bekanntlich zuerst Vej-DOVSKÝ bei Gammariden und Isopoden gesehen und bei diesen Formen auch einen Ringmuskel beschrieben; der Ansicht Vej-DOVSKÝS, der den Trichter der Krustazeen mit dem Wimpertrichter der Anneliden homologisiert, möchte ich mich aber nicht anschließen, auch nicht seiner Erklärung, daß diese Modifikation "in der Entleerung der zähflüssigen Exkretionsprodukte aus dem Coelomsäckchen veranlaßt wurde". Ich halte den dreizelligen und den vielzelligen Trichter der Copepoden-Maxillardrüse für eine Bildung des Endsäckchensepithels, die nach Art eines Ventils das Rückströmen des entschieden flüssigen Exkretes aus dem Harnkanälchen in das Endsäckchen zu verhindern hat. Die im Endsäckchen gebildeten Exkretstoffe sind flüssig; dafür spricht außer den Beobachtungen am lebenden Tier der ganze Bau des Endsäckchens als Dialysator, sowie das Auftreten von kugeligen Exkrettropfen im Endsäckchenepithel (Fig. 11). Daß ein aus drei oder vier Zellen gebildeter Trichter bei verschiedenen Krustazeenordnungen zu finden ist bei Copepoden, Cirripedien, Amphipoden, Isopoden - beweist höchstens, daß dies die ursprüngliche Form des Apparates ist, während der vielzellige Trichter von Dichelestium und Basanistes eine phylogenetisch jüngere Bildung ist. Endsäckehen + Harnkanälchen gehen aus einer gemeinsamen mesodermalen Anlage hervor, wie GROBBEN (11) nachgewiesen hat; beide entsprechen wohl dem Annelidennephridium, das Endsäckehen kann mit dem Wimpertrichter der Anneliden verglichen werden.

Der Harnleiter ist der Ausführungsgang der Maxillardrüse. Abgesehen von Dichelestium, wo eine ganz besondere Anpassung vorzuliegen scheint, ist die Länge des Harnleiters davon abhängig, wie nahe das Harnkanälchen an die Mündungsstelle heranreicht. die eine ganz konstante Lage an der Innenfläche der Basis des ersten Maxillarfußes hat. Der histologische Bau des Harnleiters weist auf seine Abstammung von der Epidermis hin, was auch durch die direkte Beobachtung GROBBENS (11) bestätigt wird. Während bei den freilebenden Copepoden mit kurzem Harnleiter die Intima relativ stark ist, finden wir sonst, mit Ausnahme von Doropygus Einrichtungen zur Versteifung und Offenhaltung des Lumens, wobei die Natur verschiedene Wege einschlägt. Wir finden wiederholt die bei *Caligus* beschriebene eigentümliche Chitinstruktur der Intima, bei *Cyclops* Verstärkungsleisten, beim drüsigen Teil des Harnleiters von *Dichelestium* eine Faltung der Intima wie bei gerippten Schläuchen.

Wenn wir annehmen, daß der Aufbau der Drüse aus wenigen Zellen — natürlich im Verhältnis zur Körpergröße — ein primitives Merkmal ist, so finden wir die ursprünglichste Form der Drüse bei den Calaniden und bei Cyclops. Auch die Maxillardrüse von Doropygus ist aus relativ wenigen Zellen aufgebaut, während bei den weniger ursprünglichen Fischparasiten die Zahl der Zellen, die sowohl Endsäckchen als auch Harnkanälchen zusammensetzen, eine sehr große ist.

Ein Zusammenhang zwischen den Lebensbedingungen des Tieres und der Ausbildung der Maxillardrüse ist unverkennbar. Ich brauche hier nur mehr auf die Länge des Harnkanälchens bei den Süßwasserformen sowie auf die Übereinstimmungen im Bau des Endsäckehens hinzuweisen, einerseits bei den freilebenden Copepoden und den Notodelphyiden, andrerseits bei den Fischparasiten.

Die Resultate meiner Untersuchungen möchte ich in folgende Sätze zusammenfassen:

- 1. Sämtliche von mir untersuchten Copepoden haben eine Maxillardrüse, die den typischen Aufbau aus Endsäckehen, Harnkanälchen und Harnleiter zeigt und keineswegs rudimentär ist.
- 2. Das Süßwasserleben bedingt eine größere Längenentwicklung des Harnkanälchens, wofür bei dem zeitweiligen Süßwasserbewohner *Dichelestium sturionis* der "schleifenförmige drüsige Abschnitt" des Harnleiters vikariierend eintritt.
- 3. Die blutsaugenden Fischparasiten haben ein größeres Endsäckehen mit reich entwickeltem mächtigen Epithel, das sich aus kolbenförmigen Zellen zusammensetzt.
- 4. Ein dreizelliger Trichter wurde bei keiner Süßwasserform, ein Trichter überhaupt bei keinem freilebenden Süßwassercopepoden angetroffen. Im Übrigen vermißte ich den Trichter noch bei den den Cyclopiden nahestehenden Notodelphyiden.
- 5. Der Trichter ist aus dem Endsäckchenepithel hervorgegangen und hat die Bedeutung eines Ventils.

Über die Physiologie der Harnbereitung ist gerade bei den Copepoden sehr wenig bekannt. Vitaltärbungsversuche haben in bezug auf die Maxillardrüse recht wenig ergeben — auch ich habe bei Diaptomus und Cyclops solche mit negativem Resultat ge-

25

macht —, dagegen wurden häufig die Farbstoffe durch bestimmte, aber an anderen Stellen gelegene Nephrocyten ausgeschieden.

Zum Schlusse sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Karl Großen den geziemenden Dank für die anregende Führung und die vielfache Unterstützung, die er mir angedeihen ließ, sowie für den in seinem Institute mir überlassenen Arbeitsplatz auszusprechen. Auch Herrn Prof. Dr. Theodor Pintner verdanke ich manchen wertvollen Wink. Endlich muß ich noch hervorheben, daß ich von der zoologischen Station in Triest mit entsprechend konserviertem marinen Material versehen wurde.

Wien, im Juli 1910.

#### Literatur.

- L. Bruntz, Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Arch. Biol., Tome XX, 1907.
- C. CLAUS, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden. Arch. f. Naturgesch., 24. Jg., Bd. 1, 1858.
- 3. C. CLAUS, Die freilebenden Copepoden. Leipzig 1863.
- C. Claus, Beobachtungen über Lernaeocera, Peniculus und Lernaea. Abgedruckt aus den Schriften der Gesellsch. zur Beförderung der gesamten Naturwiss. in Marburg 1866.
- C. Claus, Neue Beiträge zur Kenntnis der parasitischen Copepoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 25, 1875.
- C. CLAUS, Die Schalendrüse der Copepoden. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. 74, 1876.
- W. Giesbeecht, Beiträge zur Kenntnis einiger Notodelphyiden. Mitt. zool. Stat.
   Neapel, III. 1882.
- 8. W. Giesbrecht, Mitteilungen über Copepoden. 12-14. Ebenda, XIV. 1901.
- K. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Arb. a. d. zool. Inst. zu Wien, Bd. 2, 1879.
- 10. K. Großben, Die Antennendrüse der Crustaceen. Ebenda, Bd. 3, H. 1, 1880.
- K. Geobben, Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis. Ebenda, Bd. 3, H. 3, 1881.
- M. HARTOG, The morphology of Cyclops and the relations of the Copepoda. Transact. of the Linnean Soc. of London, 2º ser. Zool., Vol. V, part. I. 1888.
- C. Heider, Die Gattung Lernanthropus. Arb. a. d. zool. Inst. zu Wien, Bd. 2, 1879.
- L. Kerschner, Über zwei neue Notodelphyiden. Denkschr. d. kais. Ad. d. Wiss. in Wien, Mathem.-naturw. Kl., Bd. 41, 1879.
- A. Kowalewsky, Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biolog. Zentralblatt, Bd. 9. 1890.
- F. Leydig, Bemerkungen über den Bau der Cyclopiden. Arch. f. Naturgesch. 25. Jg., Bd. 1, 1859.
- 17. M. Miculicich, Zur Kenntnis der Gattung Brachiella, Zool. Anz., Bd. 28, 1905.
- M. MRÄZEK, Über Baculus Lub, und Hessella Br. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl., Prag 1895.
- O. Pesta, Beiträge zur Kenntnis parasitischer Copepoden. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Mathem.-naturw. Kl., Bd. 84. 1909.
- 20. J. RICHARD, Recherches sur le système glandulaire et sur le système nerveux des copépodes libres d'eau douce. Thèses prèsentées à la faculté des sciences de Paris, 1891.
- 21. A. Steuer, Mytilicola intestinalis. Arb. a. d. zool. Inst., Wien 1905.

- F. Vejdovský, Zur Morphologie der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 69, 1901.
- W. Zenker, Über die Cyclopiden des süßen Wassers. Arch. f. Naturgesch., 20 Jg. Bd. I, 1854.

#### Allgemeine Buchstabenbezeichnungen.

ausf = Ausführungsgang.

b = Bindegewebe.

blr = Bluträume.

bm = Basalmembran.

con = Konnektivfasern.

dhl = drüsiger Teil des Harnleiters.

es = Endsäckchen.

ez = Endsäckchenepithelzellen.

h = Körperhaut.

hc = Harnkanallumen.

hew = Harnkanalwand.

hl = Harnleiter

in = Intima des Harnleiters.

k == Kutikula der Körperhaut.

ma = Matrix der Körperhaut.

m = Muskel.

mf = Muskelfaser.

stk = Stäbchenkutikula.

tr = Trichter.

#### Tafelerklärung.

Wo nichts anderes vermerkt ist, sind die Figuren mit dem Zeichenapparat nach Abbe angefertigt.

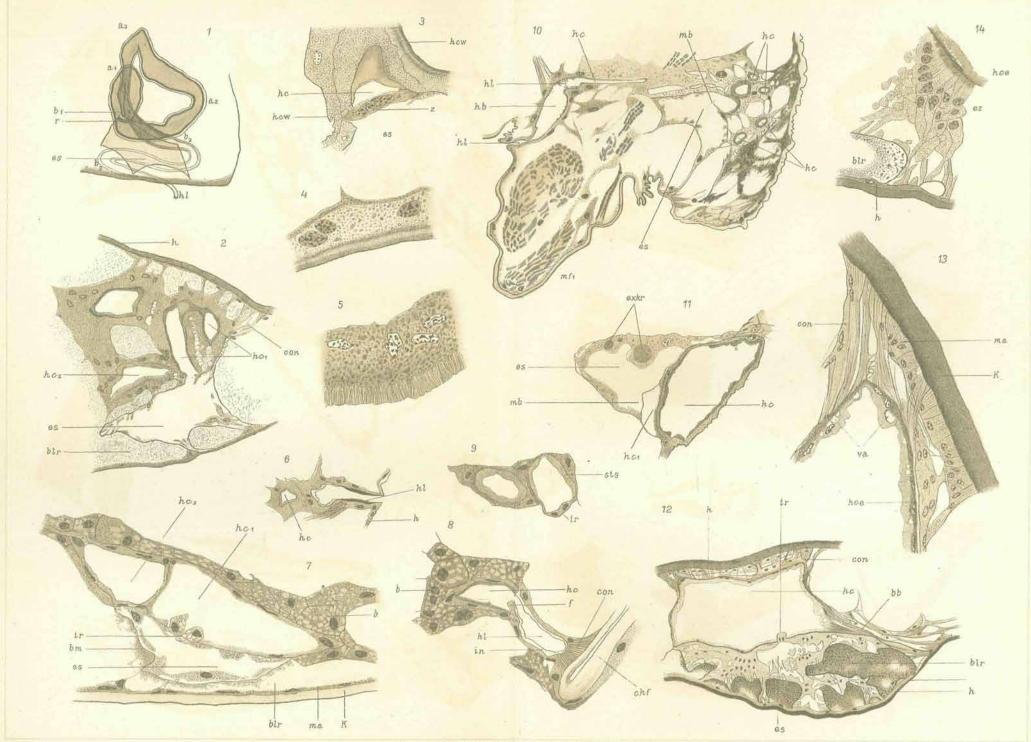
#### Tafel I.

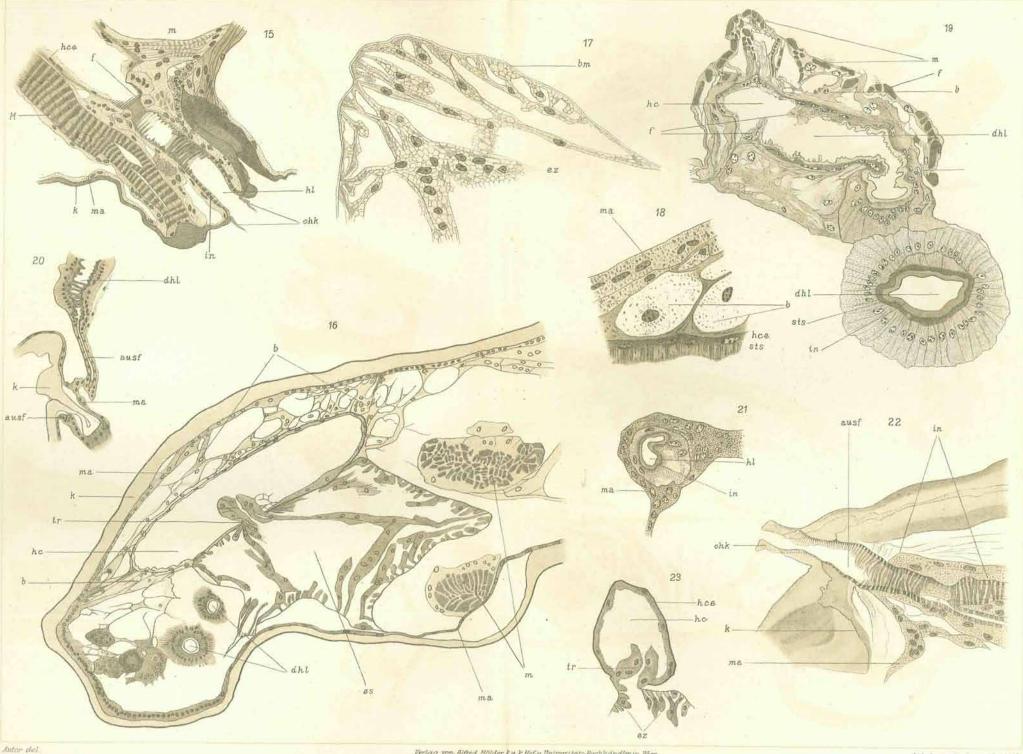
- Fig. 1. Diaptomus amblyodon. Die linke Maxillardrüse, nach einem Glycerinpräparat, ergänzt nach Schnitten. Buchstabenerklärung im Text.
- Fig. 2. Diapt. ambl. Sagittalschnitt durch die Maxillardrüse, Vergrößerung 175. he, und he, erster und zweiter Abschnitt des Harnkapälchens.
- Fig. 3. Diapt. ambl. Schnitt durch die beiden Zellen (z), welche die vordere Klappe an der Öffnung des Harnkanälchens ins Endsäckehen bilden. Vergr. 600.
- Fig. 4. Diapt. ambl. Harnkanälchenepithel des ersten Abschnittes. Vergr. 950.
- Fig. 5. Diapt, ambl. Harnkanälchenepithel des zweiten Abschnittes. Vergr. 950.
- Fig. 6. Diapt. ambl. Schnitt durch den Harnleiter und seinen Übergang ins Harnkanälchen. Vergr. 175.
- Fig. 7. Pontella mediterranea. Sagittalschnitt durch die Maxillardrüse. Vergr. 600.
- Fig. 8. Pontella mediterranea. Ende des Harnkanälchens und Übergang in den Harnleiter. Vergr. 600.
- Fig. 9. Calanus finmarchicus. Sagittalschnitt durch das Harnkanälchen. Vergr. 460.
- Fig. 10. Cyclops viridis. Stück eines Querschnittes mit der Maxillardrüse. Vergr. 340. hb Harnblase, mf, erster Maxilliped.
- Fig. 11. Notopterophorus gibber. Schnitt durch die Maxillardrüse. Vergr. 340. hc<sub>1</sub> Beginn des Harnkanälchens, durch die Membran mb vom Endsäckchenlumen getrennt.
- Fig. 12. Caligus minimus. Sagittalschnitt durch die Maxillardrüse. Mit Leitz Obj. 5 Oc. 4 tub. 170 mm aus freier Hand und nach mehreren Schnitten kombiniert. bb das breite Band, welches die caudale Befestigung des Harnkanälchens an der ventralen Körperwand bildet.

- Fig. 13. C. minimus. Die Befestigung des Harnkanälchens an der dorsalen Körperwand. Aus einem Querschnitt. Vergr. 460. va die Vakuolen in der Stäbchenkutikula.
- Fig. 14. C. minimus. Stück eines Querschnittes durchs Endsäckchen. Leitz <sup>1</sup>/<sub>12</sub> Öl-Immersion Oc. 3, aus freier Hand gez. (Vergr. ca. 600).

#### Tafel II.

- Fig. 15. Caligus minimus. Der Harnleiter. Leitz Obj. 7 Oc. 3 aus freier Hand gezeichnet und nach mehreren Schnitten kombiniert. Im Beginn des Harnleiters die dunkel gefärbte, faserige Kutikula, sodann die Zone mit strukturloser Intima angeschnitten; im weiteren Verlaufe zeigt die Intima die charakteristische geringelte Struktur. m der kleine Muskel, der an der Harnkanalwand inseriert, chk der die Mündungsöffnung umgebende Chitinkragen, M der Beuger des ersten Maxillarfußes.
- Fig. 16. Dichelestium sturionis. Querschnitt durch die linke seitliche Ausladung, in der die Maxillardrüse liegt. Vergr. 140.
- Fig. 17. D. sturionis. Endsäckchenepithel. Vergr. 460.
- Fig. 18. D. sturionis. Schnitt durch die Harnkanalwand und ihr Bindegewebe. Vergr. 950. Die Kutikula des Körpers ist nicht eingezeichnet.
- Fig. 19. D. sturionis. Der Übergang aus dem Harnkanälchen in den Harnleiter. Vergr. 460.
- Fig. 20. D. sturionis. Der Übergang des drüsigen Abschnittes des Harnleiters in den Ausführungsgang, der auf dem Bild noch einmal, und zwar im Querschnitt erscheint. Vergr. 175.
- Fig. 21. D. sturionis. Querschnitt durch den Endteil des Haruleiters. Vergr. 460.
- Fig. 22. D. sturionis. Längsschnitt durch die Mündung des Harnleiters nach außen. Vergr. 460. chk der die Mündungsöffnung umgebende Chitinkragen.
- Fig. 23. Basanistes huchonis. Schnitt durch den Trichter und den Bulbus des Harnkanälchens. Aus freier Hand gez., schematisch. Vergr. ca. 500.





Verlag von Alfred Hölder, k.u.k. Hof-u. Universitäts-Buchhändler in Wien

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: <u>Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität</u> Wien und der Zoologischen Station in Triest

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 19

Autor(en)/Author(s): Plenk Josef

Artikel/Article: Zur Kenntnis der Anatomie und Histologie der

Maxillardrüse bei Copepoden. 29-56