

# Die Cnidogenese der Octocorallia (Anthozoa, Cnidaria): I. Sekretion und Differenzierung von Kapsel und Schlauch

H. Schmidt

*Zoologisches Institut I der Universität Heidelberg; Im Neuenheimer Feld 230,  
D-6900 Heidelberg, Bundesrepublik Deutschland*

**ABSTRACT: The cnidogenesis of the Octocorallia (Anthozoa, Cnidaria): I. Secretion and differentiation of capsule and tube.** The ultrastructural differentiation of capsule and its relation to tube development is described in several Octocorallia species (*Alcyonaria: Alcyonium digitatum, Parerythropodium coralloides, Cornularia cornucopiae, Paralcyonium elegans; Pennatularia: Pteroeides spinosum, Veretillum cynomorium; Gorgonaria: Pseudopterogorgia aerea*), all of which have only one type nematocyst. In the Octocorallia, capsule and tube are secreted successively by the Golgi apparatus associated with a primary centriolar complex. During the secretion of the external tube, the outer capsular wall (sclera) is structurally differentiated; inside the capsule the material of the inner capsular wall is separated from the later capsular content (matrix). The primary wall differentiation enables the capsules to "grow" after capsular secretion has been completed. Following tube secretion, the external tube is completely transferred into the capsule, without the tube wall being transformed into capsular wall, as previously suggested (Westfall, 1966; Ivester, 1977). During early invagination of the tube wall, the coarse, granulated matrix of the external tube is transferred into the internal tube. From this material the spines are developed, which are observed before the tube is completely transferred into the capsule. By a secondary wall differentiation the previously structureless inner capsular wall changes to a complex structure, extending again the capsule, thus mixing the capsular content and enabling the tube to shift to a position, which corresponds with that of mature capsules. These observations demonstrate for the first time the differentiation of the capsule and its close relationship to the differentiation of the tube in nematocysts of Octocorallia.

## EINLEITUNG

Die Problematik der Nesselkapselgenese der Cnidaria spiegelt sich mittlerweile in den Publikationen von mehr als einem Jahrhundert wieder (Übersichten bei Kühn, 1914–1916; Weill, 1934; Chapman & Tilney, 1959a, b; Slatteback & Fawcett, 1959). Auch im Zeitalter der Elektronenmikroskopie ist die Morphogenese dieser einzigartigen Organellen noch immer ungenügend bekannt und daher umstritten. Bevorzugte Untersuchungsobjekte waren bisher die Nesselkapseln von Hydrozoen, während die Genese der Anthozoencniden in neuerer Zeit nur von Westfall (1966; Aktinien) und Ivester (1977; Octokorallen) bearbeitet wurde, deren Ergebnisse zwar weitgehend übereinstimmen, den vorliegenden Befunden aber nahezu gänzlich widersprechen. Das zentrale Thema der meisten Publikationen ist die Bildung des Innenschlauches, der durch "Inkorporation" (Westfall, 1966; Germer & Hündgen, 1980), durch "Absorption" (Bouillon & Massin, 1974) oder durch "Invagination" (Holstein, 1980, 1981) des Außenschlau-

ches entstehen soll. Die Differenzierung der Kapselwand, die methodisch von den älteren Autoren kaum zu erschließen war, fand dagegen in der neueren Literatur eine bemerkenswert geringe Beachtung. Die bisherigen Angaben zu diesem Problem sind nicht weniger widersprüchlich als diejenigen zur Schlauchentstehung. Bei den Hydrozoen wächst die Kapsel nach Bouillon und Massin (1974) durch die Streckung und Glättung ihrer Wand, während Raikova (1978) zufolge innere und äußere Kapselwand erst nach Anlage des Innenschlauches in der reifenden Nesselkapsel entstehen. Bei den Anthozoen soll dagegen die Kapsel laut Westfall (1966) und Ivester (1977) an ihrem offenen Ende wachsen.

In der vorliegenden Arbeit wird am Beispiel der Octocorallia die Differenzierung der Kapselwand und ihre Bedeutung für das Kapselwachstum und die Einlagerung des Nesselschlauches beschrieben. Zum besseren Verständnis der Morphogenese wird einleitend kurz der Bau der reifen, explodierten Nesselkapsel dargestellt.

## MATERIAL UND METHODEN

Die Morphogenese der Nesselkapseln wurde vorwiegend an *Alcyonium digitatum* und *Parerythropodium coralloides*, teils auch an *Pteroeides spinosum*, *Veretillum cynomorium* und *Pseudopterogorgia aerosa* untersucht. Die Totalpräparate stammen von *Cornularia cornucopiae* und *Paralcyonium elegans*.

Fixierung: 0,75 % Glutaraldehyd, 4 % Formaldehyd in 0,1 M Cacodylatpuffer (pH 7,4) + 3 % NaCl + 4 % Saccharose (60 min). Auswaschen in 0,2 M Cacodylatpuffer (pH 7,4) + 8,5 % Saccharose (3 × 20 min).

Nachfixierung: 1 % OsO<sub>4</sub> in 0,2 M Cacodylatpuffer + 8,5 % Saccharose (60 min).

Elektronenmikroskopie: Siemens – Elmiskope IA bei 80 kV/101 bei 100 kV.

## ERGEBNISSE

### Die Struktur der entladenen Nesselkapsel

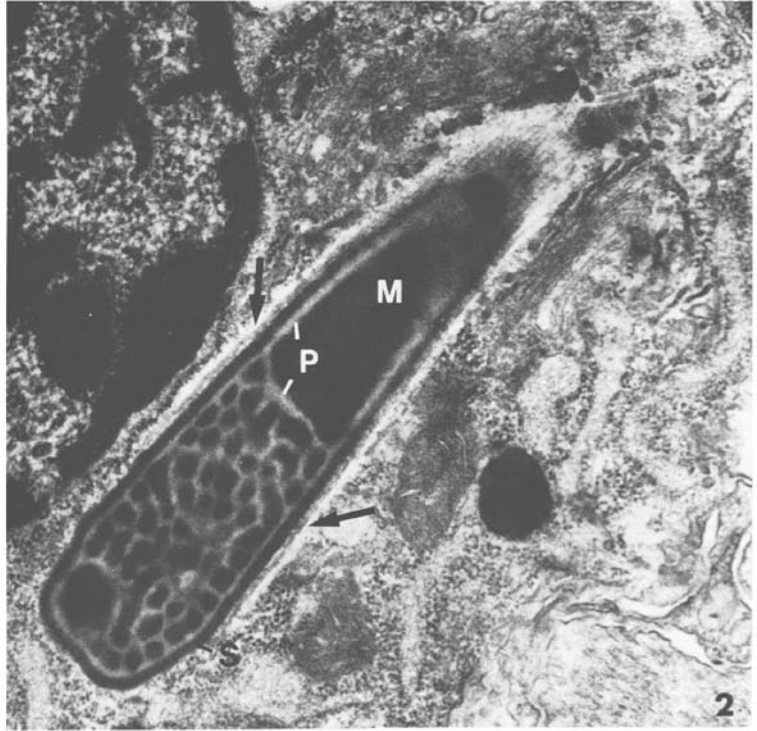
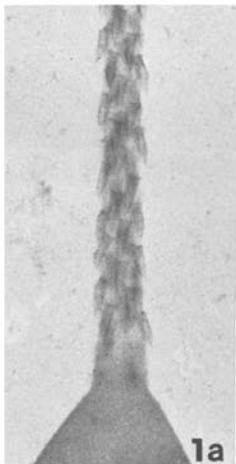
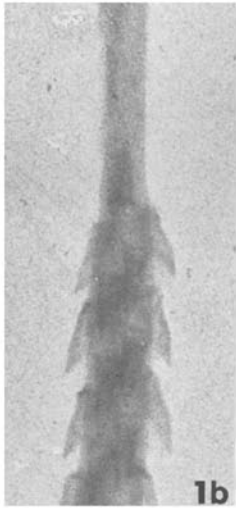
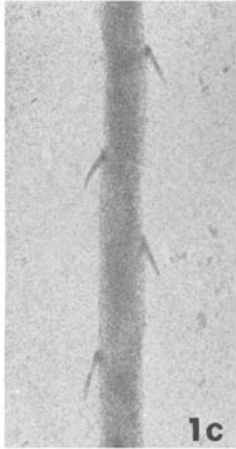
Die Octocorallia haben ein Monocnidom, d. h. sie verfügen nur über einen Nesselkapseltyp, der allerdings wesentlich komplizierter aufgebaut ist, als früher angenommen worden war (Schmidt, 1972). Die Nesselkapseln der Octocorallia sind aufgrund ihrer unterschiedlichen Schlauchbewaffnung als rhabdoide Heteronemen zu bezeichnen (Schmidt, 1974). An dem Nesselschlauch sind ein stärker bewaffneter, basaler Schaft (Abb. 1a, b) und ein schwächer bewaffneter, kaum dünnerer Endfaden (Abb. 1b,

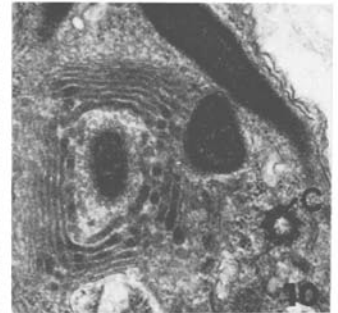
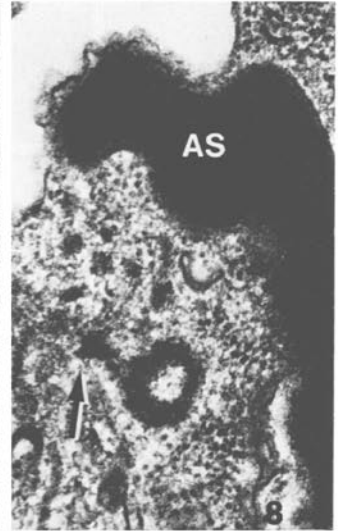
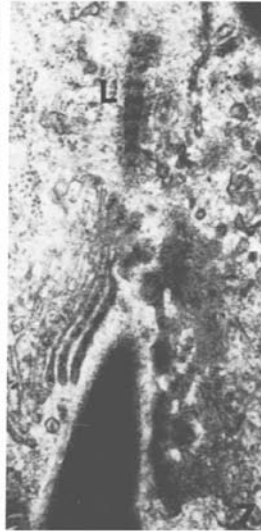
---

Abb. 1. Explodierte, rhabdoide Heteroneme: a) distales Kapselende mit Schaftteil. Man beachte das Fehlen jeglicher Verschlussstrukturen. *Cornularia cornucopiae*, 14 000 ×; b) Übergang Schaft-Faden. *Paralcyonium elegans*, 24 000 ×; c) Fadenbewaffnung vgl. Schaft. *Cornularia cornucopiae*, 24 000 ×

Abb. 2. Nesselkapselfrühstadium, umgeben von Mikrotubuli (schwarzer Pfeil). Sklera (S) starkwandig, Propriamaterial (P) wabenförmig im Kapselfundus verteilt, (M) Matrix. *Alcyonium digitatum*, 26 200 ×

Abb. 3. Fortgeschrittenes Kapselwachstum, lamellöse Entmischung von Matrix- und Propriamaterial im Kapselfundus (vgl. Abb. 4), Sklera (S) breiter als Propria (P). *Alcyonium digitatum*, 23 500 ×





c) zu unterscheiden. Die dichte Schaftbewaffnung besteht aus spitzen, unregelmäßig abgeschrägten Dornen mit breiter Basis, während die stark aufgelockerte Fadenbewaffnung sich aus kleineren, distal oft T-förmig verbreiterten oder spitzen Dornen zusammensetzt. In entladendem Zustand sind keinerlei Verschlößstrukturen wie Operculum oder Klappen zu erkennen (Westfall, 1965).

### Die Anlage von Kapsel und Außenschlauch (Sekretionsphase) und erste Wanddifferenzierungen

Die membrangebundene Kapselanlage hat einen elektronendichten Inhalt, die sogenannte Matrix (Westfall, 1966), und ist an ihrer typischen, unterschiedlich elektronendichten Doppelwand, bestehend aus der äußeren "Sklera" und der inneren "Propria" (Schneider, 1900), von anderen cytoplasmatischen Einschlüssen zu unterscheiden (Abb. 2). Beide Wandbestandteile verändern im Verlauf der Morphogenese von Kapsel und Schlauch hochgradig ihre Ultrastruktur.

In frühen Kapselanlagen bildet die Sklera eine mehr oder weniger glatte Schicht von etwa gleicher Elektronendichte wie die Matrix. Sie ist in diesen Stadien deutlich breiter als die elektronenlichte Propria (Abb. 2–4). Besonders dünnwandig erscheint die Propria vor allem in dem zuerst angelegten Kapselteil, dem Kapselfundus, dessen Matrix anfangs wabenartig von elektronenlichtem Propriamaterial durchsetzt ist (Abb. 2). Am entgegengesetzten Ende, dem sogenannten "Wachstumspol" (Schneider, 1900), sitzt dem in ganzer Länge von Mikrotubuli umgebenen Kapselprimordium ein vesikelproduzierender Golgiapparat auf. Während so die Kapsel durch laufende Zufuhr von elektronendichten Golgivesikeln, offenbar gestützt von Mikrotubuli, distal geradlinig in die Länge wächst (Abb. 2, 5), bleibt die Mischung von Propria- und Matrixmaterial im proximalen Fundusbereich noch einige Zeit bestehen (vgl. Abb. 2, 3, 11, 13). Nachdem die Kapsel zu einem schlanken und gerade gestreckten Gebilde herangewachsen ist, wird das Längenwachstum in Form eines zunächst kaum schmaleren Außenschlauches fortgesetzt (Abb. 5, 6). Die elektronenlichte Propria der Kapsel wird dabei abrupt abgesetzt, während die Sklera offensichtlich unter der äußeren Membran in die Außenschlauchwandung übergeht (Abb. 14). Kurz nach Abschluß der Kapselanlage erfährt die mit dem wachsenden Außenschlauch weitgehend von Mikrotubuli befreite Kapsel eine

---

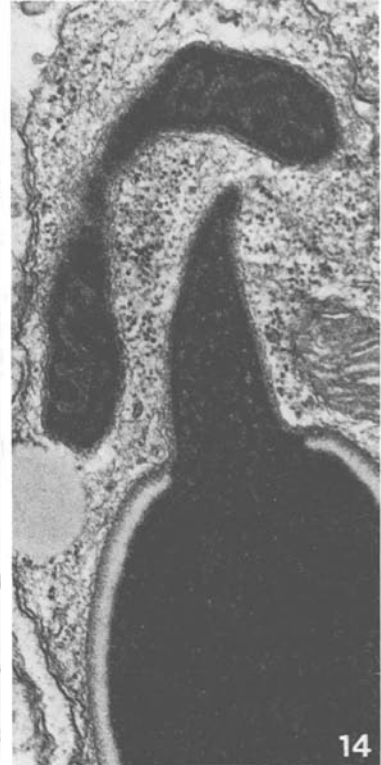
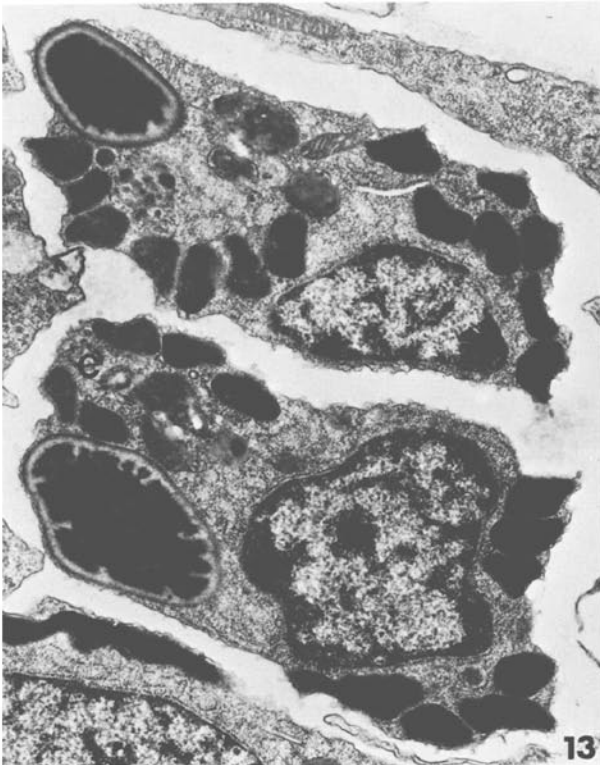
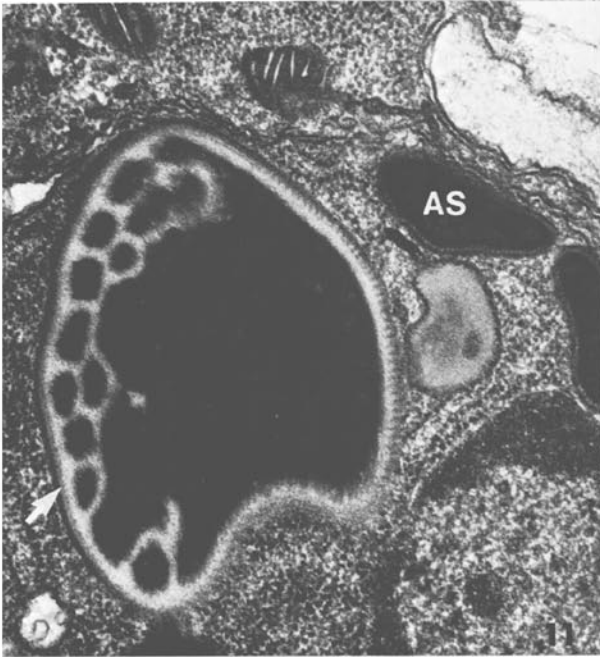
Abb. 4. Etwa gleiches Stadium wie in Abb. 3, Querschnitt. Propriamaterial (P) in Form von konzentrischen Lamellen, Sklera (S) starkwandig, Membran (M). *Alcyonium digitatum*, 54 000 ×  
Abb. 5. Bildung des Außenschlauches bei scharf abgesetzter Propria (P). Distales Centriol mit Pericentriolarfortsätzen in der Nähe des Wachstumspols. *Parerythropodium coralloides*, 37 100 ×  
Abb. 6. Fortgeschrittenes Außenschlauchstadium mit Golgiapparat (G) und Mikrotubuli, Centriol (C) und MTOC mit radiär angeordneten Mikrotubuli (Mt) (vgl. Abb. 8). *Parerythropodium coralloides*, 38 000 ×

Abb. 7. Wachstumspol des Außenschlauches mit Golgiapparat und quergestreiftem Ligament (L). *Alcyonium digitatum*, 28 000 ×

Abb. 8. Satellit (MTOC) (Pfeil) am distalen Centriol mit radiär angeordneten Mikrotubuli (vgl. Abb. 6), Außenschlauch (AS). *Alcyonium digitatum*, 45 000 ×

Abb. 9. Außenschlauchwand: bestehend aus dünner innerer elektronendichter Schicht (weißer Pfeil), Mittelschicht (schwarzer Pfeil) und äußerer Membran. *Alcyonium digitatum*, 36 000 ×

Abb. 10. Wachstumspol quer: Außenschlauch umgeben von Mikrotubuli und Golgiapparat, distales Centriol (C). *Alcyonium digitatum*, 25 200 ×



charakteristische Faltung und Biegung (Abb. 3). In diesem Stadium ist das elektronenlichte Propriamaterial im Kapselfundus meist nicht mehr in Wabenform, sondern mehr konzentrisch (vgl. Abb. 3, 4) oder in schräg verlaufenden Lamellen angeordnet. Bald darauf setzt die Skleradifferenzierung ein. Sie wird dünner und heller, und an ihrer Oberfläche erscheinen parallel verlaufende Rillen (Abb. 11), die, nur auf Schrägschnitten erkennbar, die Kapsel auf Tangentialschnitten einfach gestreift erscheinen lassen (Abb. 12).

Etwa gleichzeitig wird unter der Membran des Außenschlauches eine schmale Innenwand sichtbar, die in ihrer Elektronendichte etwas heller als die Kapselsklera ist (vgl. Abb. 9, 14) und mitunter auf Schrägschnitten eine feine Querstreifung erkennen läßt (Abb. 11). Auf Anschnitten mit etwas hellerer Matrix ist eine weitere elektronendichte, membranartige Innenauskleidung des Außenschlauches festzustellen (Abb. 9). Der Aufbau des Außenschlauches setzt sich somit aus der umgebenden Membran, einer mittleren, helleren und einer dünnen, elektronendichten Innenschicht zusammen. Dieser Aufbau des Außenschlauchs ist allerdings in Frühstadien nicht zu erkennen, da die noch nicht differenzierte Sklera und die Matrix von Kapsel und gerade angelegtem Innenschlauch die gleiche Elektronendichte aufweisen (Abb. 2–5). Während das Längswachstum an dem jeweils gerade gestreckten (Abb. 6) und von Golgiapparat und Mikrotubuli umgebenen freien Ende des Außenschlauches fortgesetzt wird, verändert sich die Kapselanlage an ihrem offenen distalen Ende nicht mehr (Abb. 5, 14). Der Wachstumspol wird von einem Centriolenkomplex, bestehend aus proximalem und mit Pericentriolarfortsätzen versehenem, distalem Centriol (Abb. 5, 6, 8, 10, 13) und quergestreiftem Ligament (Abb. 7), begleitet. Am distalen Centriol befindet sich außer den Pericentriolarfortsätzen ein Satellit, der sternförmig Mikrotubuli auf sich vereint (Abb. 6, 8).

Mit weitgehendem Auswachsen des Außenschlauches, der sich gewöhnlich in mehreren Windungen um den seitlich neben der Kapsel liegenden Kern legt (Abb. 13), wird das noch im Kapsellumen befindliche elektronendichte Wandmaterial zunehmend auf die sich ständig verbreiternde Propria beschränkt. Gewöhnlich ist in diesem Stadium Propriamaterial in der Matrix nur noch in Form kleiner, unregelmäßiger, randständiger Septen (Abb. 13) als Rest der ursprünglichen Lamellen- oder Wabenstruktur erhalten. Mit dem Beginn der Verlagerung von Außenschlauchmaterial in das Innere der Kapsel hat die Propria durch die vollständige Entmischung von Matrix- und Propriamaterial ihre größte Wandstärke erreicht, die nun im Gegensatz zu den frühen Stadien

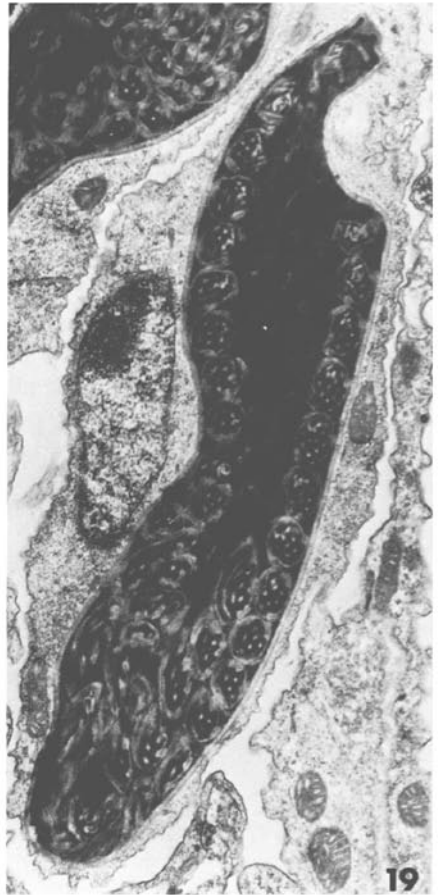
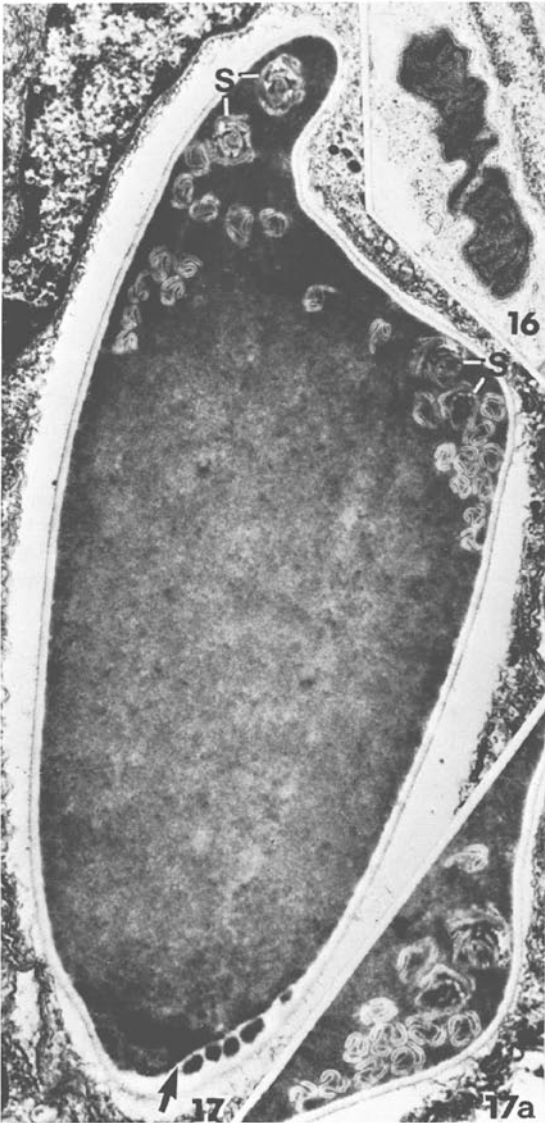
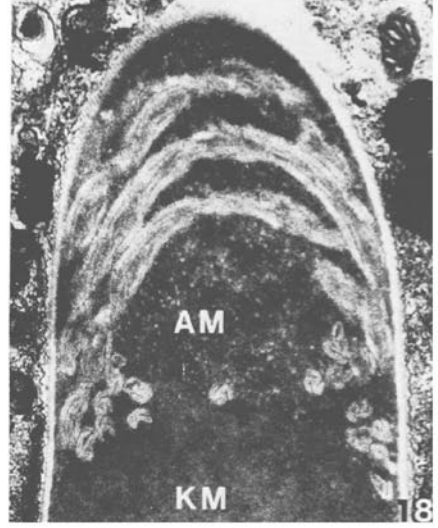
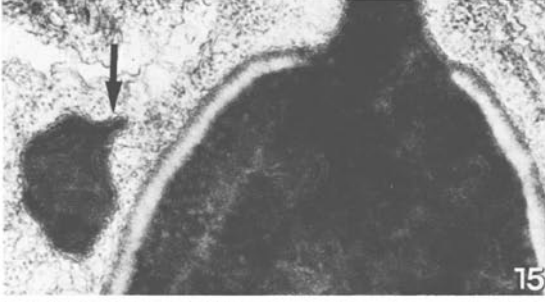
---

Abb. 11. Kapselausschnitt mit Resten des wabenartig in der elektronendichten Matrix verteilten Propriamaterials. Sklera differenziert als dünne, mäßig elektronendichte Schicht zwischen Membran und elektronenlichter Propria (Pfeil), quer getroffen werden die Rillen der Sklera sichtbar (rechts); Außenschlauch (AS) mit quergestreifter Mittelschicht. *Alcyonium digitatum*, 38 000 ×

Abb. 12. Kapsel schräg geschnitten: es sind ausschließlich die parallel verlaufenden Sklerarillen zu erkennen, Propria noch nicht differenziert (vgl. Abb. 20). *Alcyonium digitatum*, 62 100 ×

Abb. 13. Cnidoblasten in fortgeschrittener Sekretionsphase: zahlreiche Anschnitte des Außenschlauches zu beiden Seiten des Kernes, (C) Centriol (Wachstumspol); Kapseln mit septenförmigen, in die Matrix vorspringenden Resten von Propriamaterial. *Parerythropodium coralloides*, 14 500 ×

Abb. 14. Im distalen Teil des Außenschlauches eingelagerter Innenschlauch, bereits mit Matrix gefüllt (!), Kapsel und proximaler Teil des Außenschlauches noch frei von Innenschlauch, man beachte die scharf abgesetzte, elektronenlichte Propria der Kapsel. *Alcyonium digitatum*, 28 000 ×





(Abb. 2) diejenige der bereits differenzierten Sklera bei weitem übertrifft (Abb. 11, 12, 14).

### Die Differenzierung von innerem Schlauch und innerer Kapselwand

Nach Abschluß der Produktion von Außenschlauch durch den Golgiapparat und der Differenzierung von Schlauch- und äußerer Kapselwand (Sklera) beginnt die sogenannte "Differenzierungsphase" früherer Autoren (Kühn, 1914–1916), die einerseits durch die Bildung eines Innenschlauches, andererseits durch die weitere Differenzierung der Kapselwand gekennzeichnet ist. Die Einlagerung des Außenschlauches in das Innere der Kapsel beginnt offensichtlich mit einer verstärkten Verschiebung von elektronendichtem Matrixmaterial vom Außenschlauch in die Kapsel (Abb. 25b), die sich dabei mehr und mehr rundet. Mit zunehmender Einlagerung von Außenschlauchmaterial bzw. mit dem Auftreten eines Innenschlauches wird die Wandstärke zunächst nur geringfügig verringert (Abb. 15).

Die Wandung des Innenschlauches, der anfangs unregelmäßig gefaltet im Außenschlauch (Abb. 16) und später in den typischen, dreifach gelappten Querschnitten auch im distalen Kapselbereich erscheint (Abb. 17), entspricht in Wandstärke und Elektrodendichte der hellen Mittelwand des Außenschlauches (Abb. 16).

Andere Wandbestandteile sind in der elektronendichten Matrix nicht zu erkennen. In den folgenden Stadien häufen sich die Innenschlauchanschnitte in dem Maße im oberen Kapselbereich (Abb. 17, 18), wie Anschnitte vom Außenschlauch im Cytoplasma verschwinden (vgl. Abb. 25b, c). Dabei bleibt die bestehende scharfe Trennung von Schlauch- und Kapselregion durch die abrupt abgesetzte Propria erhalten (Abb. 14, 15). Die Kapselwand ist nicht an der Bildung des Innenschlauches beteiligt. Durch die anhaltende Verlagerung von Außenschlauchinhalt (Matrix und Innenschlauch) in die Kapsel, legt sich die Wandung des Außenschlauches schließlich in korkenzieherartige Falten (Abb. 16), während sich die Kapsel unter stärkster Wanddehnung zunehmend bläht (Abb. 17, 18). Nicht selten kommt es dabei zu einer Verjüngung des distalen

Abb. 15. Fortgeschrittene Einlagerung des Schlauches: Innenschlauchanschnitte innerhalb von Außenschlauch und Kapsel. Außenschlauch mit Falten (Pfeil), vgl. Abb. 16. *Alcyonium digitatum*, 28 400 ×

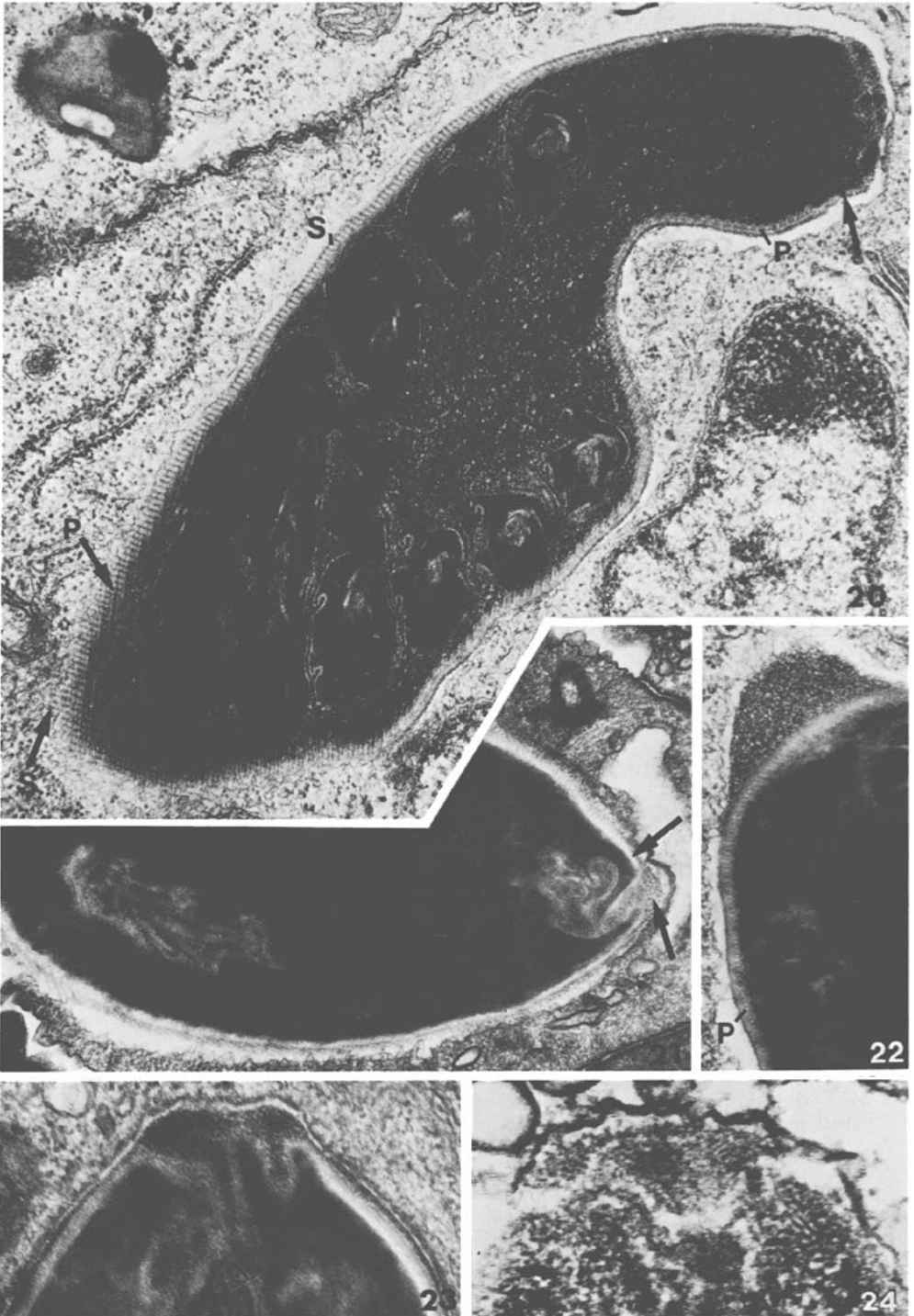
Abb. 16. Korkenzieherartige Faltung des Außenschlauches gegen Ende der Schlaucheinlagerung. *Alcyonium digitatum*, 17 500 ×

Abb. 17. Prall gefüllte Kapsel mit typischer distaler Verjüngung. Kapselwand maximal gedehnt, Propriadifferenzierung noch nicht zu erkennen. Reste von Propriamaterial innerhalb der Matrix (Pfeil). Man beachte: (S) lediglich 2 eingelagerte Schaftwindungen (4 Querschnitte, vgl. Abb. 18, 19), mit Dornenanlagen. Vollständig eingelagerter Faden (kleinere Schlauchquerschnitte), sämtliche Schlauchteile und Außenschlauchmatrix im distalen Teil der Kapsel (vgl. Abb. 18). *Alcyonium digitatum*, 21 500 ×

Abb. 17a. Ausschnittvergrößerung aus Abb. 17 rechts oben: mehrere typisch gefaltete Fadenquerschnitte und erste Schaftquerschnitte mit Dornen (vgl. Abb. 1). *Alcyonium digitatum*, 27 400 ×

Abb. 18. Kapsel unmittelbar nach vollständiger Schlaucheinlagerung im distalen Teil der Kapsel, Kapselwand maximal gedehnt. Man beachte die unterschiedliche Granulierung von Außenschlauchmatrix (AM) und Kapselmatrix (KM). *Alcyonium digitatum*, 16 500 ×

Abb. 19. Kollabierte Kapsel nach Propriadifferenzierung (vgl. Abb. 20), Schlauch in der ganzen Kapsel verteilt. *Parerythropodium coralloides*, 15 100 ×



Kapselendes, während im Kapselfundus ausnahmsweise noch Reste vermischter Matrix- und Propriamaterials zu beobachten sind (Abb. 17). Mit fortschreitender Einlagerung des Schlauches wird deutlich, daß dieser bereits in Schaft und Faden differenziert ist. Wie an der Folge von Zahl und Lage von Anschnitten der entsprechenden Schlauchabschnitte leicht festzustellen ist (Abb. 17, 18), erscheint im Kapselbereich erst der stärker gefaltete Faden und anschließend der dickere Schaft, der bereits in den ersten Windungen Dornen erkennen läßt (Abb. 17, 25c). Auch der vollständig eingelagerte Schlauch bleibt wie der größte Teil der gröber granulierten Schlauchmatrix zunächst im distalen Bereich der Kapsel liegen (vgl. Abb. 25d), die in diesem Stadium ihren maximalen Umfang bzw. ihre stärkste Wanddehnung aufweist (Abb. 18). Gleichzeitig erfolgt die Differenzierung der bis dahin strukturlosen Propria. Anstelle dieser homogen elektronenlicht erscheinenden Innenwand entstehen kleine, parallel verlaufende, kanal- oder tunnelartige und mit einer Zentralstruktur versehene Gebilde, die querschnittlich als Bögen erscheinen (Abb. 20, 22). Diese Tunnelstruktur der Propria verläuft, wie auf Tangentialschnitten erkennbar (Abb. 20), in einem Winkel von knapp  $110^\circ$  zu den Rillen der äußeren Sklera. Auf entsprechenden Ausschnitten erscheint daher entweder nur die innere oder die äußere Struktur querschnittlich (Abb. 20) oder aber keine der beiden Strukturen aufgrund ihrer stumpfwinkligen Stellung (Abb. 23).

Die Differenzierung der Propria führt offenbar zu einer Ausdehnung der Kapselwand, wobei der Abstand der Sklerarillen allerdings kaum merklich vergrößert wird (vgl. Abb. 12, 20). Die Kapsel wirkt nach erfolgter Propriadifferenzierung jedoch kollabiert. Sie bildet Falten und Einbuchtungen (Abb. 19, 20), wobei das schmale distale Ende häufig wieder auftritt. Sein Abschluß wird durch einen dünnen und glatten Wandbereich gebildet, der die typischen Strukturen der differenzierten Propria vermissen läßt, die, deutlich abgesetzt, die übrige Kapselregion kennzeichnet (Abb. 20, 21). Dieser Wandteil zwischen Schlauch und eigentlicher Kapsel entspricht in seiner Elektronendichte mehr der Sklera als der Propria (Abb. 23) und ist offensichtlich eher ein Derivat des Außenschlauches als der Kapselwand. Bei der anschließend stattfindenden Ausformung der Kapsel legt er sich vorübergehend in Falten (Abb. 23), um später in reifem Zustand den vorgewölbten, distalen Kapselabschluß zu bilden (Abb. 21, siehe Teil II). Nach Abschluß der Schlaucheinlagerung ist der Centriolenkomplex am distalen Kapselpol zu finden (Abb. 21). Aus der Kapselöffnung tritt grob granuliertes, elektronendichtes Material aus, das den Innenschlauch ausfüllt und in seiner Granulierung der ehemaligen Außenschlauchmatrix entspricht (vgl. Abb. 18, 21, 25d). Die Masse des

---

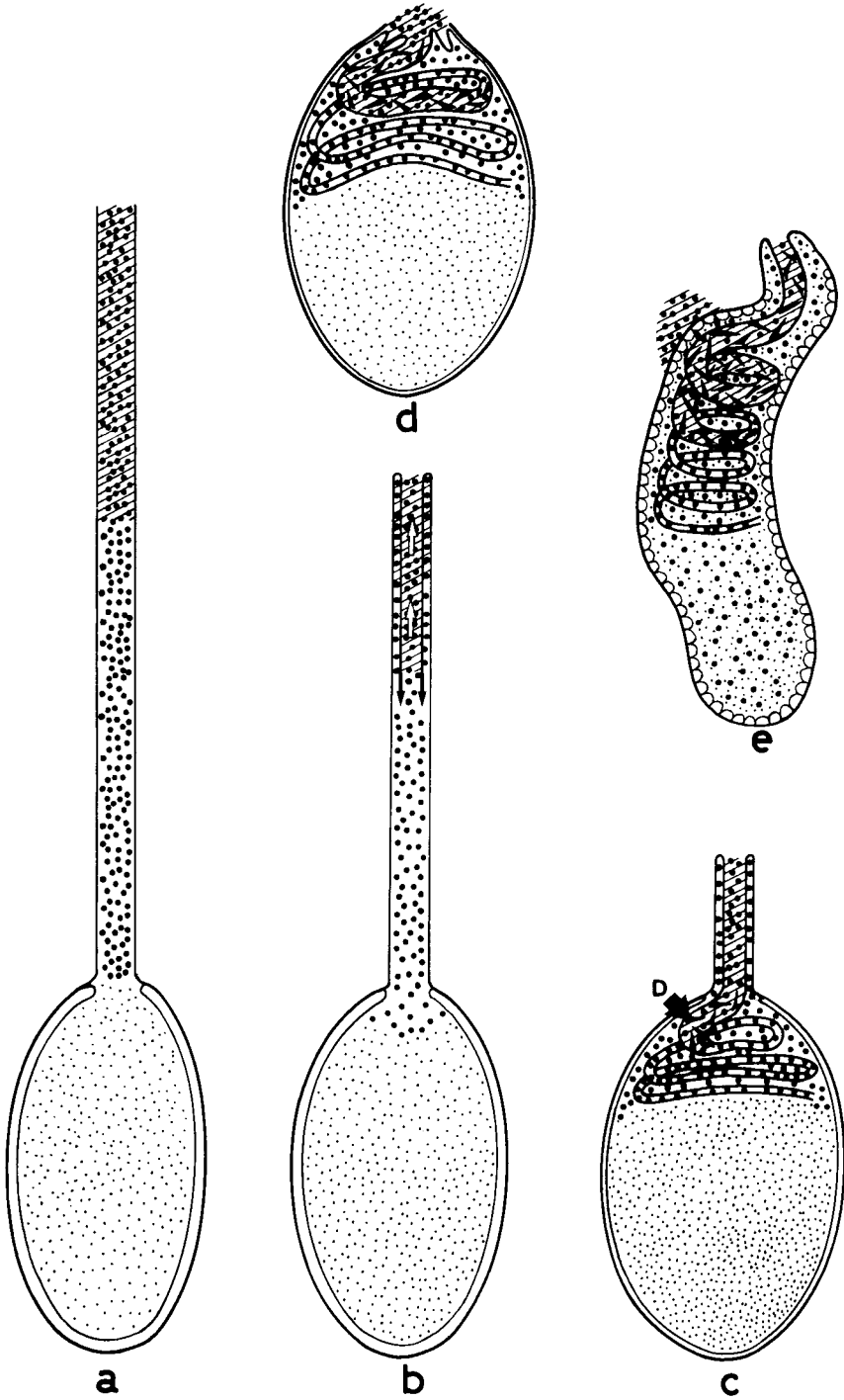
Abb. 20. Kollabierete Kapsel mit differenzierter Propria: Unterer Rand tangential geschnitten, Netzmuster bestehend aus (P) Tunnelstruktur der Propria und (S) Rillenstruktur der Sklera, dünnwandiges Zwischenstück am distalen Kapselende (Pfeil). *Alcyonium digitatum*, 49 800  $\times$

Abb. 21. Weitgehend differenzierte Kapsel mit Centriolenkomplex. Man beachte die unterschiedliche Matrix in Schlauch und Kapsel, und den Austritt der grob granulierten, weniger dichten Schlauchmatrix (Pfeil); glattes Übergangsstück Kapsel-Schlauch (Pfeil). *Alcyonium digitatum*, 15 400  $\times$

Abb. 22. Tunnelstruktur der differenzierten Propria (P); grob granuliertes Material neben der Kapsel. *Alcyonium digitatum*, 33 400  $\times$

Abb. 23. Grob granuliertes Material am Öffnungspol. Übergangsstück noch gefaltet. *Alcyonium digitatum*, 41 500  $\times$

Abb. 24. Lamellenförmiges Material am Öffnungspol einer weitgehend differenzierten Cnide. *Pteroeides spinosum*, 77 300  $\times$



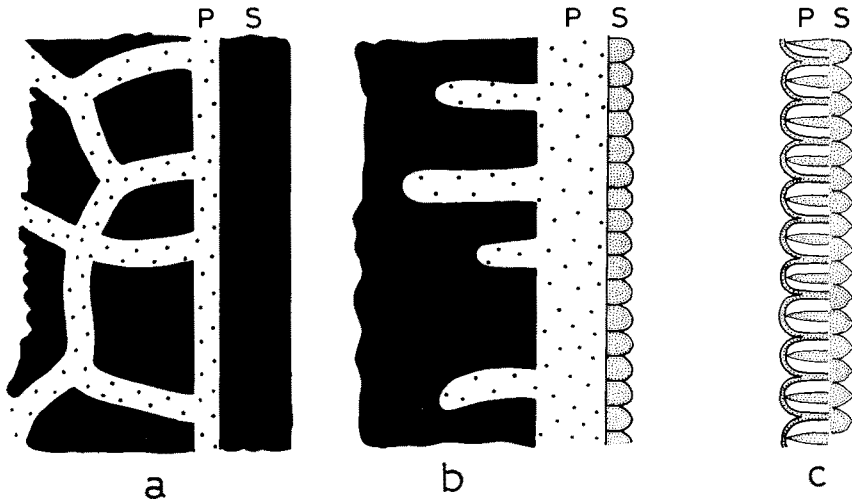


Abb. 26. Schematische Darstellung der Differenzierung der Kapselwand: (a) Frühe Sekretionsphase: Sklera (S) dickwandig und undifferenziert; Propria (P) dünnwandig und undifferenziert, weiteres Propriamaterial noch wabenartig in der Kapselmatrix verteilt. (b) Primäre Wanddifferenzierung während der späten Sekretionsphase: Differenzierung der Sklera: Rillenmuster und verringerte Wandstärke; Propria noch homogen (undifferenziert), jedoch zunehmende Konzentration des Propriamaterials auf die Innenwand. (c) Sekundäre Wanddifferenzierung während der Differenzierungsphase: Propriadifferenzierung nach Schlaucheinlagerung: Tunnelstruktur der Propria (vgl. Abb. 20 und Darstellung der Wand reifer Kapseln in Teil II)

ausgetretenen Materials ist jedoch im allgemeinen wenig später seitlich neben der Kapsel zu finden (Abb. 22, 25e). Reste solchen Materials wurden bei *Pteroeides* auch in lamellenförmiger Anordnung an der Spitze reifender Nesselkapseln beobachtet (Abb. 24).

Erst nach der Propriadifferenzierung kommt es zur vollständigen Durchmischung des Kapselinhaltes bzw. zu einer Anordnung des Schlauches, die etwa in reifen Kapseln vorherrscht (Abb. 25e). Auch der mit Matrix gefüllte Schlauch erfährt eine gewisse

---

Abb. 25. Schematische Darstellung der Materialverteilung während der Invagination des Nessel-schlauches: (a) Ende der Sekretionsphase: Kapselmatrix (fein granuliert) und Schlauchmatrix (grob granuliert) befinden sich unvermischt in der Kapsel- bzw. Schlauchregion. Die zuletzt sezernierte Schlauchmatrix (zusätzlich schraffiert) befindet sich im distalen Schlauchende. (b) Beginn der Differenzierungsphase bzw. der Schlauchinvagination: Während sich das distale Schlauchende als Innenschlauch in Richtung Kapsel einstülpt (schwarze Pfeile), wird als erste die zuletzt gebildete Schlauchmatrix vom Innenschlauch aufgenommen und mit zunehmender Invagination ständig in die Richtung der aktuellen Schlauchöffnung verschoben (weiße Pfeile). Schlauchmatrix dringt in die Kapsel ein. (c) Fortgeschrittenes Invaginationsstadium: Schaft und Faden an unterschiedlichen Querschnitten zu erkennen. Aus der zuletzt sezernierten Schlauchmatrix entstehen bereits die ersten Dornen (D) im Bereich des Schaftes, noch bevor dieser vollständig eingestülpt ist. Schlauch- und Kapselmatrix sind noch unvermischt. (d) Vollendetes Invaginationsstadium: Teile der zuletzt sezernierten Schlauchmatrix treten aus der Kapsel aus. Schlauch- und Kapselmatrix noch unvermischt (vgl. Abb. 18). Kapselwand dünn, da maximal gedehnt. (e) Kollabierte Kapsel nach sekundärer Wanddifferenzierung: Ausgetretene Schlauchmatrix befindet sich seitlich neben der Kapsel, Schlauch- und Kapselmatrix innerhalb der Kapsel vermischt, Schlauch in normaler, spiralförmiger Anordnung

Auflockerung, wie die kurzen Falten und die lockere Dornenstellung im Schaffbereich zeigen (Abb. 19). Die so weit entwickelte Nesselkapsel verharrt einige Zeit in diesem Zustand, bevor sie weiterentwickelt und verbraucht oder abgebaut wird. Darüber wird im II. Teil dieser Untersuchung berichtet (Schmidt & Moraw, 1982). Die bisher beschriebene Nesselkapselentwicklung konnte in wesentlichen Stadien bei allen untersuchten *Octocorallia* verfolgt werden. Unterschiede zeigen lediglich die *Pennatularia*, deren Matrix in Kapsel und Schlauch etwas weniger elektronendicht ist.

## DISKUSSION

Das Monocnidom der *Octocorallia* besteht nicht, wie immer wieder behauptet (zuletzt Mariscal, 1974), aus einfachen, atrichen Haplonemen (Weill, 1934; Hyman, 1940), sondern, wie bereits einwandfrei von Cutress (1955) diagnostiziert und hier erneut elektronenmikroskopisch bestätigt (Schmidt, 1972), aus komplizierten, rhabdoïden Heteronemen (Schmidt, 1974). Der durch unterschiedliche Bewaffnung in Schaff und Faden gegliederte Nesselschlauch dieses Nesselkapseltyps und seine alleinige Existenz machen daher die *Octocorallia* zum geeigneten Untersuchungsobjekt der Anthozoencnidogenese. Zum einen ist eine Verwechslung von Entwicklungsstadien unterschiedlicher Nesselkapseltypen ausgeschlossen (Westfall, 1966). Zum anderen erleichtert der gegliederte Nesselschlauch die Diagnose fortgeschrittener Entwicklungsstadien.

### Die Sekretion der Kapsel

Schwierigkeiten bereitet hingegen die Identifizierung frühester Entwicklungsstadien (Schneider, 1900). Die meisten Autoren zeigen voll entwickelte Kapselanlagen und demonstrieren die Kapselbildung anhand der Außenschlauchanlagen (Slautterback & Fawcett, 1959; Slautterback, 1961; Lentz, 1965; Westfall, 1966; Skaer, 1973; Bouillon & Massin, 1974; Ivester, 1977). Zum Teil werden von Golgiapparaten umgebene, größere Vesikel für Kapselprimordien gehalten, die allenfalls als Modell dienen, jedoch nicht mit Sicherheit als Frühstadien von Nesselkapseln gedeutet werden können. Der Definition von Schneider (1900) entsprechend können Kapselfrühstadien auch im Elektronenmikroskop nur an der typischen Doppelwand erkannt werden (Holstein, 1981). Nach den bisherigen Befunden an Anthozoen (Westfall, 1966: Actiniaria; Ivester, 1977: *Octocorallia*) soll jedoch in einem lediglich aus äußerer Membran und innerer Matrix bestehenden Primordium basal an der Innenfläche der Membran Wandmaterial erscheinen und so eine Kapsel- und eine Außenschlauchregion entstehen lassen. Nach Raikova (1978), deren Arbeit offenbar nur unvollständig abgebildet ist, soll die doppelte Kapselwand bei *Narcomedusen* offenbar erst nach Bildung des Innenschlauches auftreten.

Im Gegensatz zu diesen Angaben, denen zufolge Kapsel und Schlauch quasi synchron angelegt werden sollen, zeigen die vorliegenden Befunde, daß zunächst die Kapsel mit ihren typischen Wandungen und erst im Anschluß daran, deutlich abgesetzt, der Außenschlauch entsteht. Damit wird für die Anthozoen die sukzessive Entstehung von Kapsel und Schlauch bestätigt, die bisher bei Hydrozoen beobachtet wurde (Holstein, 1980, 1981). Bei den *Octocorallia* entwickelt sich die früheste Kapselanlage aus einem Gemisch von elektronendichtem und elektronenlichtem Material, wobei einst-

weilen offenbleibt, ob das eine aus dem anderen hervorgeht oder ob beide Materialien direkt aus dem Golgiapparat stammen. Obwohl im Gegensatz zu Slautterback & Fawcett (1959) und Slautterback (1961) keine unterschiedlich elektronendichten Golgivesikel beobachtet werden konnten, liegt die Vermutung nahe, daß der Golgiapparat während der Kapselsekretion unterschiedliches Material liefert (vgl. Hausmann & Stockem, 1973; Chapman, 1974; Hausmann, 1975). Die in Frühstadien übereinstimmende Beschaffenheit von Matrix und undifferenzierter Sklera (Abb. 2–5) läßt nur bedingt auf gleiche Materialzusammensetzung schließen. Schneider (1900) behauptet sogar, daß das Skleramaterial im Innern der Kapsel entsteht und durch die Propria nach außen hervortritt, was wir allerdings nicht bestätigen können. Die Mischung von elektronenlichem Propria- und elektronenreichem Matrixmaterial ist nur in der proximalen Hälfte, dem Kapselfundus, zu beobachten (Abb. 2, 3). Mit ausgewachsener Kapsel, d.h. mit zunehmender Entfernung des Golgiapparates resp. des Wachstumspoles vom Kapselfundus, wird das elektronenreiche Material offenbar direkt an die Propria geliefert. Zumindest der abrupte Abbruch der Kapselproduktion, gekennzeichnet durch die scharf begrenzte Propria, deutet auf eine unterschiedliche Golgiproduktion im Bereich von Kapsel- und Schlauchregion. Mit einmal entferntem Wachstumspol findet an der Kapselöffnung, wie hier an Octokorallen demonstriert, kein Wachstum mehr statt. Dieser Befund steht in krassem Widerspruch zu den Angaben von Westfall (1966) und Ivester (1977), daß bei Hexa- bzw. Octokorallen nach Anlage des Außenschlauches die Kapsel distal in dem Maße wächst, wie Außenschlauchwand in Kapselwand umgewandelt werden soll. Den vorliegenden Befunden ist dagegen zu entnehmen, daß das weitere "Auswachsen" der Kapsel bereits vor Einlagerung des Außenschlauches stattfindet und vielmehr durch Differenzierung und Entmischung des vorhandenen Materials – letztere im proximalen Kapselbereich – hervorgerufen wird.

### Die Kapseldifferenzierung während der Sekretionsphase

Im Gegensatz zur vielfach üblichen Gliederung der Cnidogenese in verschiedene Phasen (Iwanzoff, 1896; Schneider, 1900; Will, 1910; Kühn, 1914–1916; Holstein, 1980, 1981) lassen die vorliegenden Befunde in bisher nicht erkannter Weise die Cnidogenese als ein Kontinuum erscheinen, in dessen Ablauf sich Sekretions- und Differenzierungsprozesse viel stärker überlappen, als bisher angenommen worden war. Sukzessiv wie die Sekretion von Kapsel und Außenschlauch vollzieht sich auch deren Differenzierung. So setzt die Kapseldifferenzierung z. B. bereits mit beginnender Sekretion des Außenschlauches ein (Abb. 26).

Die typischen Kennzeichen junger Kapselstadien sind, wie auch bei Slautterback & Fawcett (1959), Bouillon & Massin (1974), vor allem aber bei Mattern et al. (1965: Abb. 12) und Holstein (1981: Abb. 1) zu ersehen, eine starkwandige Sklera und eine vergleichsweise dünnwandige Propria. Obwohl die spätere Umkehrung der Verhältnisse den genannten Autoren nicht verborgen blieb (vgl. Abbildungen dort), lassen die bisher ausschließlich an Hydrozoenkapseln dargestellten Wandveränderungen kaum etwas von den hier beobachteten Differenzierungsvorgängen erkennen (s. u.). Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang die jüngste Darstellung Holsteins (1981) von einem frühen Kapselstadium, das, noch nicht von Mikrotubuli umgeben, eine homogene, also nicht von Propriamaterial durchsetzte Matrix aufweist. Offenbar wird das

elektronenlichte Material von Anfang an auf die Propria beschränkt und nicht, wie im Fundus der Octokorallenkapseln auch noch in relativ spätem Stadium zu beobachten, mit der Matrix vermischt. Hierin einen grundsätzlichen Unterschied in der Cnidogenese bestimmter Cnidaria zu erblicken, ließe sich wahrscheinlich nicht mit den Befunden Bölsterlis (1977: Abb. 34, 35) vereinbaren, der auch bei Hydrozoenkapseln typische Entmischungsstadien mit septenförmig in die Matrix vorspringendem Propriamaterial darstellt, ohne diese allerdings näher zu beschreiben. Dieser Befund und die von allen Autoren (s. o.) auch bei Hydrozoen konstatierte Zunahme der Propria lassen vermuten, daß sich ähnliche Differenzierungsprozesse, wie hier an Octocorallia-Kapseln beobachtet, auch an den Hydrozoenkapseln abspielen. Der Unterschied liegt möglicherweise nur in dem Grad, in dem diese Prozesse bei den einzelnen Nesselkapseltypen hervortreten bzw. sichtbar werden. Entsprechende Kapseldifferenzierungen sind möglicherweise bei den von Slautterback & Fawcett (1959: Abb. 11), Slautterback (1961: Abb. 12) und Bouillon & Massin (1974: Abb. 7, 8) untersuchten Nesselkapseln nur als feine Falten zu erkennen, die mit Ausdehnung der Kapselwand verstreichen sollen (Günzl, 1973: Abb. 26). Ganz sicher handelt es sich jedoch um Stadien von Kapseldifferenzierungen bei den Darstellungen von Westfall (1966: Abb. 17) und Ivester (1977: Abb. 8), die als frühe Stadien des sich entwickelnden Innenschlauches in der Kapsel (Westfall) bzw. im Außenschlauch (Ivester) beschrieben werden. Dieser Irrtum ist bei Westfall anhand des kurzen, noch von Mikrotubuli umgebenen Außenschlauches, der sich also noch im Stadium der Sekretion und nicht der Einlagerung (s. u.) befindet, und bei Ivester anhand der starken elektronenlichten Wand, die bei den Octocorallia eine Kapselpropria und keine Außenschlauchwand darstellt (Ivester, 1977: Abb. 5), zu belegen. Daß es sich tatsächlich um eine Entmischung von Matrix- und Propriamaterial handelt, wird in dieser Arbeit durch die weitere Entwicklung der Octocorallia-Kapseln demonstriert, in deren Verlauf das elektronenlichte Material in der unteren Kapselhälfte zunehmend auf die Propria konzentriert wird, wobei diese an Wandstärke und die Kapsel insgesamt an Umfang gewinnt.

Da in diesem Stadium der Wachstumspol, der allein unmittelbaren Zuwachs ermöglicht, durch den auswachsenden Außenschlauch laufend von der Kapsel entfernt wird, findet die bereits von früheren Autoren (u. a. Iwanzoff, 1896; Schneider, 1900; Kühn, 1914–1916) bei auswachsendem Außenschlauch beschriebene Größenzunahme der Kapsel in den vorliegenden Befunden eine plausible Erklärung. Allerdings findet die Ausdehnung der Kapsel bei den Octocorallia nicht, wie von Westfall (1966) und Ivester (1977) behauptet (s. o.), am distalen, sondern am proximalen Kapselende statt. Dieses "Wachstum", bei dem sich allein die Propria durch unmittelbare Materialzufuhr aus der Matrix ausdehnt, wird offenbar durch die parallel verlaufende Skleradifferenzierung und Nachschub von Matrixmaterial aus dem Außenschlauch unterstützt, der unmittelbar mit Abschluß der Kapselsekretion einsetzen dürfte. Vermutlich handelt es sich dabei um den Teil des Sekretes, der nicht mehr unmittelbar am Aufbau der Kapsel beteiligt ist und somit dem sogenannten Zentralsekret (Sekretstrang) entspricht, das frühere Autoren (Iwanzoff, 1896; Schneider, 1900; Will, 1910; Kühn, 1914–1916; Günzl, 1973) mit Auswachsen von Kapsel- resp. Außenschlauch beschreiben und das auf den hervorragenden Bildern von Carré & Carré (1973: "formation refringente") im Phasenkontrast deutlich zu erkennen ist. Trotz dieser im Elektronenmikroskop nur bedingt darstellbaren Materialeinlagerung ist die bei den Octocorallia offensichtliche Kapselvergrößerung bei den



Hydrozoenkapseln auch nach neuesten Befunden wenig auffällig (Carré & Carré, 1973; Holstein, 1981).

Die geringe oder gar nicht stattfindende Kapselvergrößerung hat ihre Ursache möglicherweise in der schwachen primären Kapselwanddifferenzierung der entsprechenden Nesselkapseltypen. Eine primäre Differenzierung und Vergrößerung ist jedoch auch bei diesen Nesselkapseln nicht gänzlich auszuschließen, da im Laufe ihrer Entwicklung die *Propria* ebenfalls verstärkt wird. Die Vergrößerung solcher Kapseln dürfte indessen gleichmäßiger erfolgen als bei den Nesselkapseln der Octocorallia, bei denen sich der unmittelbare *Propriazuwachs* aus der Matrix lediglich proximal im Kapselfundus abspielt. Bei den Octocorallia kommt dieser Umstand ohne Zweifel einer raschen Kapselvergrößerung zugute, da der zuerst angelegte Kapselfundus auch als erster von dem Korsett der Mikrotubuli befreit wird, die bei der Anlage von Kapsel und Schlauch ihre bekannte Cytoskelettfunktion darin zeigen, daß beide Cnidenbestandteile einen gerade gestreckten Verlauf und einen annähernd gleichen Querschnitt aufweisen, solange sie von Mikrotubuli umgürtet werden. Nach der Befreiung von Mikrotubuli legen sich Kapsel und Außenschlauch in unregelmäßige Falten. Im Gegensatz dazu soll der Außenschlauch der Desmonemen und Isorhizen von *Hydra* nach Holstein (1981) von der Basis bis zur Spitze seinen isodiametrischen Zustand bewahren. Die bei manchen Kapseln beobachtete verzögerte Entmischung von Matrix und *Propria* führt bei reifen (explodierten) Nesselkapseln möglicherweise zu gewissen Wandschwächen im Bereich des Kapselfundus, die wir früher mitunter feststellen, jedoch nicht erklären konnten (Schmidt, 1972: Abb. 1e).

### Die Sekretion und Differenzierung des Schlauches

Die Sekretion des Schlauches vollzieht sich wie die der Kapsel durch Materialzufuhr am Wachstumspol. Dieser ist durch Golgiapparat und Centriolenkomplex gekennzeichnet, die bereits an frühen Kapselanlagen zu beobachten sind. Während Bouillon & Massin (1974) Golgiapparat und Centriolen als typisch für sekretorisch aktive Zellen betrachten, bin ich mit Holstein (1981) der Auffassung, daß der Centriolenkomplex als Organisationszentrum der Mikrotubuli dient, die allerdings nach Holstein bei frühen Kapselstadien fehlen sollen. Holstein (1981) vertritt jedoch wie früher Slautterback (1967) die Auffassung, daß die Mikrotubuli den Pericentriolarfortsätzen, die Slautterback (1967: Abb. 14) als Satelliten bezeichnet, entspringen können (vgl. Definition in Schmidt & Zissler, 1979). Wie der Schnittebene zu entnehmen ist, handelt es sich jedoch bei dem von Holstein (1981: Abb. 4) dargestellten dickeren Fortsatz um einen Satelliten und nicht um einen Pericentriolarfortsatz. Ich sehe in dem quergestreiften Ligament und dem als Mikrotubuliorganisationszentrum (MTOC) dienenden Satelliten Bestandteile jenes "primären Centriolenkomplexes", der ein typisches Kennzeichen sich differenzierender Zellen zu sein scheint. Wir konnten den primären Centriolenkomplex mit typischem MTOC einerseits in larvalen Ektodermzellen (Schmidt & Höltken, 1980; vgl. Tilney & Goddard, 1970) und andererseits in Spermienfrühstadien beobachten und in letzteren feststellen, daß sich daraus in reifen Spermien wesentliche Elemente der Geißelverankerung rekrutieren (Schmidt & Zissler, 1979; Schmidt & Höltken, 1980). Es dürfte daher auch kein Zweifel bestehen, daß sich der primäre Centriolenkomplex der

Cnidoblasten analog zu den Spermiengeißeln zum Basalkörper des Cnidocils (Hydrozoa) bzw. Flagellums (Anthozoa: Westfall, 1965, 1966) entwickelt. Obwohl bislang kein direkter Zusammenhang zwischen den vom Satellit ausgehenden und den Kapsel- bzw. Außenschlauch umringenden Mikrotubuli nachgewiesen werden konnte, würde die Deutung des primären Centriolenkomplexes bzw. seines Satelliten als MTOC bei den Cnidoblasten eine wesentlich rationellere Erklärung finden, als dies bei den Larvalzellen oder den frühen Entwicklungsstadien von Primitivpermien bisher möglich war (Schmidt & Zissler, 1979). In den Cnidoblasten lenken die Mikrotubuli ganz offensichtlich nicht nur die Form, sondern auch die Materialzufuhr von Kapsel und Außenschlauch (Westfall, 1966). Durch ihre Verbindung mit dem Centriolenkomplex wird die allerdings nicht zutreffende Vermutung von Mattern et al. (1965) verständlich, derzufolge die gesamte Nesselkapselbildung von den Centriolen ausgehen soll.

Bei den Octocorallia kann im Gegensatz zu Westfall (1966) und Ivester (1977) der dreischichtige Aufbau des Außenschlauches bestätigt werden, den Holstein (1980, 1981) bei den Hydrozoen beschreibt. Die lediglich aus Membran bestehende frühe Außenschlauchwand (Westfall, 1966; Holstein, 1980, 1981) ist allerdings bei den Octocorallia infolge der stark elektronendichten Matrix nicht zu erkennen. Im Gegensatz zu früheren Angaben (Schneider, 1900; Kühn, 1914–1916, u. a.) ist die gesamte Außenschlauchwand sowohl bei den Hydrozoen (Holstein, 1981) als auch bei den Octocorallia nach Ansatz und Elektronendichte primär eine Fortsetzung der Kapselsklera und nicht, wie von den älteren Autoren immer wieder behauptet, der *Propria*. Erst nach der vollständigen Differenzierung der gesamten Kapselwand und der damit verbundenen Ausbildung des Übergangsstückes zwischen eigentlicher Kapsel und Schlauch ist die Zugehörigkeit der Schlauchwand zu der einen oder anderen Kapselschicht nicht mehr genau zu bestimmen (vgl. Schmidt & Moraw, 1982).

Die alte Streitfrage, wie der Schlauch in die Kapsel verlagert wird, ob durch Inkorporation (Westfall, 1966), Absorption (Bouillon & Massin, 1974) oder durch Invagination (Jickeli, 1883), scheint zur Zeit durch die Untersuchungen von Carré & Carré (1973) und Holstein (1980, 1981) bei Hydrozoen zugunsten der Invagination entschieden zu sein. Jedenfalls spricht bei den Octocorallia die in allen Stadien scharf abgesetzte und nicht weiter wachsende Kapselregion gegen Westfalls (1966, Ivester, 1977) Inkorporationstheorie. Darauf weist einerseits die Übereinstimmung von Innenschlauchwand und mittlerer Außenschlauchwand, die nach Holstein (1980, 1981) allein den Innenschlauch bildet, und andererseits die Füllung des Innenschlauches mit der gröber granulierten ehemaligen Außenschlauchmatrix. Von den hier vorliegenden Befunden an den Heteronemen der Octokorallen deuten die Zunahme von Innenschlauchschnitten bei sich verkürzendem Außenschlauch und die Tatsache, daß der Faden vor dem Schaft in der Kapsel erscheint (Carré & Carré, 1973) auf Invagination des Außenschlauches. Unmittelbar nach der vollständigen Einlagerung wird das gesamte Außenschlauchmaterial einschließlich Schlauch in der distalen Kapselregion regelrecht angestaut, wie an der deutlich unterschiedlich granulierten Schlauch- und Kapselmatrix zu erkennen ist (Abb. 18, 25d). Dieser Zustand wird dann durch die sekundäre Kapselwanddifferenzierung und die damit verbundene Durchmischung des Kapselinhaltes beendet (Abb. 19, 25e). Der Schlauch ist jedoch, wie in mehreren Fällen auch in späteren Stadien noch deutlich zu erkennen (Abb. 21), mit grob granuliertem Material gefüllt, was nach vorliegenden Befunden Außenschlauchmatrix bedeutet. Die Kontinuität des Schlauches

vorausgesetzt, kann Außenschlauchmatrix vom Innenschlauch jedoch nur während der Invagination innerhalb des Außenschlauches aufgenommen werden (vgl. Abb. 25b). Hieraus folgt, daß das Material für die Dornen entsprechend der unterschiedlichen Schlauchbewaffnung (Abb. 1) zwar kontinuierlich mit dem entstehenden Außenschlauch gebildet wird, das Material für die stärkere Schaftbewaffnung jedoch als letztes produziert und somit im distalen Ende des Außenschlauches hinterlegt wird (Abb. 25a). Nach Abschluß der Sekretionsphase wird dieses Material mit beginnender Invagination als erstes von dem Innenschlauch aufgenommen (Abb. 25b). Bei fortschreitender Invagination verschiebt sich das Material im Innenschlauch kontinuierlich, wobei das zuerst aufgenommene und stets in der Nähe der jeweils aktuellen Schlauchöffnung befindliche Material schließlich im Bereich der proximalen Schaftregion zu liegen kommt (Abb. 25c, d). Der anhaltende Stauungsprozeß in der Kapsel ist möglicherweise für die Materialverteilung im Schlauch von Bedeutung, indem mit zunehmender Einlagerung vermehrt Material von der Fadenregion in die Schaftregion verschoben wird und schließlich sogar, wie beobachtet, aus der Kapsel austritt.

Die Kontinuität von Schlauchinhalt und vor der Kapselöffnung angereichertem Material konnte auch Holstein (1981) in bestimmten Entwicklungsphasen bei Stenotelen von *Hydra* beobachten. Das Schicksal des außerhalb der Kapsel befindlichen Materials ist allerdings bei Hydrozoa und Octocorallia unterschiedlich. Bei den Stenotelen der Hydrozoen und vermutlich auch denen der Scyphozoen (Burnett, 1971) sammelt sich dieses Material in einer durch die nach innen eingestülpten Kapselränder gebildeten Grube und wird so offensichtlich zum Operculum (Holstein, 1981). Bei den distal abgerundeten Nesselkapseln der Octocorallia hingegen findet das vor der Kapsel liegende Material keinen entsprechenden Platz, sondern rutscht früher oder später an die Seite der Nesselkapsel, wo es offenbar keine Bedeutung für die endgültige Ausformung oder die Funktion der Nesselkapsel hat. Dieser Umstand erklärt, warum die Nesselkapseln der Octocorallia in reifem Zustand kein Operculum haben (vgl. Abb. 1a), auch wenn manche Entwicklungsstadien mitunter Anlagen in Form der typischen lamellären Strukturen erkennen lassen, die entsprechende Entwicklungsstadien von Opercula der Hydrozoen- und Scyphozoenkapseln kennzeichnen (Slautterback, 1961, p. 128; Westfall, 1970; Burnett, 1971).

Sollte sich die Materialverteilung tatsächlich so abspielen, wie aus den vorliegenden Befunden gefolgert und ähnlich bereits von Iwanzoff (1896) und Schneider (1900) postuliert worden ist, so wird die häufig an Hydrozoen gemachte Beobachtung verständlich (Carré, 1972; Carré & Carré, 1973; Holstein, 1981), daß Dornen und Operculum erst nach vollständiger Einstülpung des Außenschlauches entstehen, d. h. erst dann, wenn das dafür erforderliche Material bis in die Schaftregion des Innenschlauches bzw. bis zur Kapselöffnung vorgedrungen ist (Abb. 25d). Die Tatsache, daß bei den Heteronemen der Octocorallia z. B. Schaftdornen im Gegensatz zu den bisherigen Befunden bereits vor der vollständigen Einlagerung des Schlauches entstehen, ist allein der ungewöhnlichen Länge ihres Schaftes zuzuschreiben. Bei Heteronemen mit kurzen, gedrungenen Schäften spielen sich die Schlußphase der Invagination und die anschließende Dornenbildung, wie von Holstein (1980) eindrucksvoll gezeigt, in einem Zeitraum von Minuten ab. Bei den Heteronemen dürfte die Dornenentstehung einen ähnlich kurzen Zeitraum in Anspruch nehmen, die Invagination der Schaftregion sich jedoch aufgrund der großen Länge über einen wesentlich längeren Zeitraum erstrecken. Daraus folgt, daß, wie hier

beobachtet, Dornen noch vor der vollständigen Invagination des Schlauches entstehen können, sobald nur genügend Material von einem bereits invaginierten Schafftteil aufgenommen worden ist (Abb. 25c, d). Nach Günzl (1973) soll sich bei Hydrozoen der Schlauch sogar über zuvor in der Kapsel entstandene Dornenanlagen stülpen. Womöglich wurde von dem Autor lichtmikroskopisch übersehen, daß das histochemisch nachgewiesene Dornenmaterial bereits von invaginiertem Schlauch (Fadenteil) umhüllt ist. Übereinstimmend mit Günzl (1973) wurde jedoch auch bei den Octocorallia beobachtet, daß die Dornen lose in der Schlauchmatrix entstehen, wodurch die zur restlichen Schlaucheinstülpung erforderliche Verschiebung der Dornenanlagen gewährleistet wird. Obwohl mit den vorliegenden Befunden eine von der Schlauchwand unabhängige Entstehung der Dornen bewiesen wird, bleibt jedoch endgültig zu klären, wieso aus scheinbar gleichartigem Material im Verlauf des Schlauches unterschiedlich geformte Dornen in unterschiedlicher Dichte (Abb. 1) und schließlich am Ende Operculumanlagen entstehen. Dieser Tatbestand kann nicht nur auf qualitativen und quantitativen Unterschieden der von dem Golgiapparat gebildeten Außenschlauchmatrix beruhen, da diese sich nach der Einstülpung auch außerhalb des Innenschlauches in der Kapsel findet (Abb. 18, 25b–d). Es ist daher nicht auszuschließen, daß doch bestimmte Induktionen von der Wand der einzelnen Schlauchabschnitte ausgehen, wie Holstein (1980, 1981) andeutet.

### Die sekundäre Wanddifferenzierung

Während die primäre Wanddifferenzierung (Skleradifferenzierung und Propriaentmischung) die Vergrößerung der Kapsel bei anhaltender Schlauchsekretion ermöglicht, bewirkt die sekundäre Wanddifferenzierung (Propriadifferenzierung) die Kapselvergrößerung während der Schlauchdifferenzierung. Bereits Iwanzoff (1896) vermutete ein Wachstum der Kapsel als Hauptursache der Schlaucheinstülpung, wobei ähnlich wie bei Murbach (1894) und Schneider (1900) ein durch Wasserentzug entstehender Unterdruck den Schlauch in die Kapsel ziehen sollte. Neuere Autoren lassen die Frage nach den die Schlaucheinlagerung verursachenden Kräften gänzlich unbeantwortet. Holstein (1981) vermutet eine Beteiligung derjenigen Strukturen, "which are related to cell motility in general". Nach Bouillon & Massin (1974) wird die Schlaucheinlagerung durch Glättung und Streckung der Kapselwand erreicht. Angesichts der Bilder, die vor allem gegen Ende der Einstülpung eine zunehmend geblähte Kapsel und einen regelrecht schrumpfenden Außenschlauch zeigen (Abb. 16–18), ist man geneigt, der von den älteren Autoren postulierten Sogwirkung der Kapsel Glauben zu schenken. Andererseits besteht ein Zusammenhang zwischen der Schlaucheinlagerung und der weitreichenden strukturellen Differenzierung der Propria, wobei allerdings einstweilen ungeklärt bleibt, ob bereits die Differenzierung der Propria (Abb. 26) die für die Schlaucheinlagerung erforderliche Wanddehnung ermöglicht oder ob umgekehrt erst die starke Wanddehnung die sekundäre Differenzierung bewirkt. Die Befunde lassen eher letzteres vermuten. Die Propriadifferenzierung, die eine in der Sklera jedoch kaum erkennbare Wandstreckung anzeigt, ist in Form der Tunnelstrukturen erst nach der Schlaucheinlagerung zu beobachten und führt offenbar zu einer Erschlaffung der Kapselwand und damit zu einer Entspannung im Kapselinnern. Daraus kann gefolgert werden, daß die sekundäre Kapselwanddifferenzierung zur Auflockerung und Durchmischung des

Kapselinhaltes und zur Anordnung des Innenschlauches beiträgt, die zur weiteren Entwicklung (Reifung) der Nesselkapseln erforderlich sind (Schmidt & Moraw, 1982).

*Danksagung.* Der Autor dankt Frau B. Moraw für ausgezeichnete technische Hilfe, Herrn Professor Schnepf und Herrn Dr. Hausmann (beide Heidelberg) für Rat und Diskussion, Herrn Professor Müller (Heidelberg) und Herrn Dr. T. Holstein (Zürich) für kritische Durchsicht des Manuskripts. Die Arbeit wurde mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) ausgeführt.

#### ZITIERTE LITERATUR

- Bölsterli, U., 1977. An electron microscopic study of early developmental stages, myogenesis, oogenesis and cnidogenesis in the Anthomedusa *Podocoryne carnea*. – J. Morph. 154, 259–290.
- Bouillon, J. & Massin, C., 1974. La cnidogenèse. – Anns Soc. r. zool. Belg. 104, 7–38.
- Burnett, J. W., 1971. An electron microscopic study of two nematocytes in the tentacles of *Cyanea capillata*. – Chesapeake Sci. 12, 67–71.
- Carré, D., 1972. Etude du développement de cnidocytes dans le gastrozoïde de *Muggiaea kochi*. – C. r. hebdomadaire. Séances Acad. Sci., Paris 275, 1263–1266.
- Carré, D. & Carré, C., 1973. Etude du cnidome et de la cnidogenèse chez *Apolemia uvaria*. – Expl. Cell Res. 81, 237–249.
- Chapman, D. M., 1974. Cnidarian histology. In: Coelenterate biology. Ed. by L. Muscatine & H. M. Lenhoff. Acad. Press, New York, 92 pp.
- Chapman, G. B. & Tilney, L. G., 1959a. Cytological studies of the nematocysts of *Hydra*. I. Desmonemes, isorhizas, cnidocils and supporting structures. – J. biophys. biochem. Cytol. 5, 69–78.
- Chapman, G. B. & Tilney, L. G., 1959b. Cytological studies of the nematocysts of *Hydra*. II. The stenoteles. – J. biophys. biochem. Cytol. 5, 79–84.
- Germer, T. & Hündgen, M., 1980. Fine structure of developing and mature cnidoblasts of *Eirene viridula*. In: Development and cellular biology of coelenterates. Ed. by P. Tardent & R. Tardent. Elsevier, Amsterdam, 325–330.
- Günzl, H., 1973. Über die Entstehung des Nesselschlauches der Nematocysten von *Dipurena reesi* (Hydrozoa). – Helgoländer wiss. Meeresunters. 25, 85–92.
- Hausmann, E., 1975. Die Regeneration der Zelloberfläche bei *Hyalodiscus simplex*. – Protistologica 11, 135–147.
- Hausmann, E. & Stockem, W., 1973. Pinocytose und Bewegung von Amöben. XI. Das intrazelluläre Verdauungssystem verschiedener Amöbenarten. – Cytobiol. 7, 55–75.
- Hyman, L. H., 1940. The invertebrates. McGraw-Hill, New York, 1, 1–726.
- Holstein, T., 1980. An ultrastructural and kinematographic study of the nematocyst morphogenesis in selected coelenterate species. In: Development and cellular biology of coelenterates. Ed. by P. Tardent & R. Tardent. Elsevier, Amsterdam, 313–318.
- Holstein, T., 1981. The morphogenesis of nematocytes in *Hydra* and *Forskalia*. – J. Ultrastruct. Res. (In press).
- Ivester, M. S., 1977. Nematocyst differentiation in the anthozoon *Renilla reniformis*. – Trans Am. microsc. Soc. 96, 238–247.
- Iwanzoff, N., 1896. Über den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln der Coelenteraten. – Byull. mosk. Obshch. Ispyt. Prir. 1, 96–161.
- Jickeli, C. F., 1883. Der Bau der Hydroidpolypen. – Morph. Jb. 8, 373–416.
- Kühn, A., 1914–1916. Coelenterata. Histologie. VII. Die Nesselorgane. – Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs, 22, 22–26.
- Lentz, T. L., 1965. The fine structure of differentiating interstitial cells in *Hydra*. – Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. 67, 547–560.
- Mariscal, R. N., 1974. Nematocysts. In: Coelenterate biology. Ed. by L. Muscatine & H. M. Lenhoff. Acad. Press, New York, 129–178.
- Mattern, C. F. T., Park, H. D. & Daniel, W. A., 1965. Electron microscope observations on the structure and discharge of the stenothela of *Hydra*. – J. Cell Biol. 27, 612–638.

- Murbach, L., 1894. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklung der Nesselorgane der Hydroiden. – Arch. Naturgesch. 1, 217–254.
- Raikova, E. V., 1978. Electron microscopical investigations of the nematocyst development in the parasitic stolon of *Polypodium hydriforme* (Coelenterata) USSOV. – Citologija 20, 384–390.
- Schmidt, H., 1972. Die Nesselkapseln der Anthozoa und ihre Bedeutung für die phylogenetische Systematik. – Helgoländer wiss. Meeresunters. 23, 422–458.
- Schmidt, H., 1974. On the evolution of the anthozoa. – Proc. int. symp. coral reefs 2 (1), 533–560.
- Schmidt, H. & Zissler, D., 1979. Die Spermien der Anthozoen und ihre phylogenetische Bedeutung. – Zoologica, Stuttg. 129, 1–97.
- Schmidt, H. & Höltken, B., 1980. Peculiarities of spermatogenesis and sperm in Anthozoa. In: Development and cellular biology of coelenterates. Ed. by P. Tardent & R. Tardent. Elsevier, Amsterdam, 53–59.
- Schmidt, H. & Moraw, B., 1982. Die Cnidogenese der Octocorallia (Anthozoa, Cnidaria): II. Reifung, Wanderung und Zerfall von Cnidoblast und Nesselkapsel. – Helgoländer Meeresunters. (Im Druck).
- Schneider, K. C., 1900. Mitteilungen über Siphonophoren. V. Nesselzellen. – Arb. zool. Inst. Univ. Wien 12, 133–243.
- Skaer, R. J., 1973. The secretion and development of nematocysts in a siphonophore. – J. Cell Sci. 13, 371–393.
- Slautterback, D. B., 1961. Nematocyst development. In: The biology of *Hydra*. Ed. by H. M. Lenhoff & W. F. Loomis. Univ. of Miami Press, Coral Gables, FL, 77–129.
- Slautterback, D. B., 1967. The cnidoblast – musculoepithelial cell complex in the tentacles of *Hydra*. – Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. 79, 296–318.
- Slautterback, D. B. & Fawcett, D. W., 1959. The development of the cnidoblasts of *Hydra*. – J. biophys. biochem. Cytol. 5, 441–452.
- Tilney, L. G. & Goddard, J., 1970. Nucleating Sites for the Assembly of Cytoplasmic Microtubules in the Ectodermal cells of blastulae of *Arbacia punctulata*. – J. Cell Biol. 46, 564–575.
- Weill, R., 1934. Contribution à l'étude des cnidaires et des leurs nematocystes. – Trav. Stn zool. Wimereux 10–11, 1–701.
- Westfall, J., 1965. Nematocysts of the sea anemone *Metridium*. – Am. Zool. 5, 377–393.
- Westfall, J., 1966. The differentiation of the nematocysts and associated structures in cnidaria. – Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. 75, 381–403.
- Westfall, J., 1970. The nematocyte complex in a hydromedusan, *Gonionemus vertens*. – Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. 110, 457–470.
- Will, L., 1910. Die sekretorischen Vorgänge bei der Nesselkapselbildung der Coelenteraten. – Sber. Abh. naturw. Ges. Rostock 2, 33–52.