

Morphologie und Ultrastruktur der Koralle *Cornularia cornucopiae* (Anthozoa, Octocorallia)*

H. Benke & M. Hündgen

Zoologisches Institut der Universität Bonn; Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn 1,
Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: Morphology and ultrastructure of the coral *Cornularia cornucopiae* (Anthozoa, Octocorallia). *Cornularia cornucopiae* is a colonial coral whose polyps arise singly from stolons. In contrast with other octocorallia *C. cornucopiae* lacks calcareous spicules. Therefore, tissue preparation for electron microscopic investigations can be performed. The presence of a calyx such as the theca of hydroids, in which the polyps may be completely retracted, is conspicuous. The calyx consists of three layers. The structure of the basal layer suggests massive collagen. The body wall is connected with the calyx by living desmocytes. The histology of the oral disc and the actinopharynx is identical. The ventral side of the polyps bears the siphonoglyph. Below the pharynx the inner edges of the mesenteries are free and form the mesenterial filaments. The two ventral mesenteries differ from the others; the one is long and exhibits a large and heavily flagellated filament, the other is short and lacks a filament. The muscular system is represented by gastrodermal circular fibres in the body wall and by radial and longitudinal fibres in the septa; a large septal retractor muscle is missing.

EINLEITUNG

Die Anthozoa sind hinsichtlich ihrer Morphologie und Cytologie weniger gut untersucht als die Hydrozoa und Scyphozoa. Verantwortlich dafür sind die verschiedenen Skelettstrukturen, die in der Regel erhebliche Präparationsschwierigkeiten verursachen. Auf der Suche nach geeigneten Versuchsobjekten stießen wir auf die vorwiegend mediterrane, koloniebildende Koralle *Cornularia cornucopiae*, die mit einer Polypengröße von max. 10 mm (von Koch, 1891; Pax & Müller, 1962) zu den kleinsten Anthozoen des Mittelmeeres gehört (Weinberg, 1978). Sie weist ein stoloniales Koloniewachstum auf, wie es sonst nur von den Hydrozoa bekannt ist und wird deshalb häufig zusammen mit den Clavulariidae in der eigenen Ordnung Stolonifera geführt (Pax & Müller, 1962; Manuel, 1981). Im Gegensatz zu den übrigen Octocorallia fehlen den Cornulariidae Sklerite (Hickson, 1931; Manuel, 1979), denn ihr Skelett beschränkt sich auf ein dünnes Periderm und einen Kelch aus organischem Material, das ein relativ problemloses Herstellen von Semi- und Ultradünnschnitten erlaubt.

Obwohl *Cornularia cornucopiae* ein ideales Untersuchungsobjekt darstellt und

* Diese Arbeit ist unserem am 22. März 1984 verstorbenen Kollegen Herrn Dr. B. Werner (Biologische Anstalt Helgoland) gewidmet, auf dessen Initiative diese Untersuchung zurückgeht, der uns zahlreiche Besuche in seinem Labor ermöglichte und uns jederzeit mit Rat und Tat zur Seite stand.

bereits seit 1819 (Lamarck) bekannt ist, liegen nur relativ wenige Untersuchungen vor, die sich auf Standortbeschreibungen (Pax & Müller, 1955, 1962; Abel, 1959; Riedl, 1966; Schmidt, 1972; Tixier-Durivault & D'Hondt, 1975), Lebendbeobachtungen (Broch, 1935) oder auf Teilaspekte (Schmidt, 1981; Hickson, 1931; Weinberg, 1978; Manuel, 1979, 1981) beschränken. Die vorliegende Arbeit soll einen Einblick in den Bau von *Cornularia cornucopiae* geben und somit die morphologischen und cytologischen Kenntnisse von Anthozoa erweitern.

MATERIAL UND METHODEN

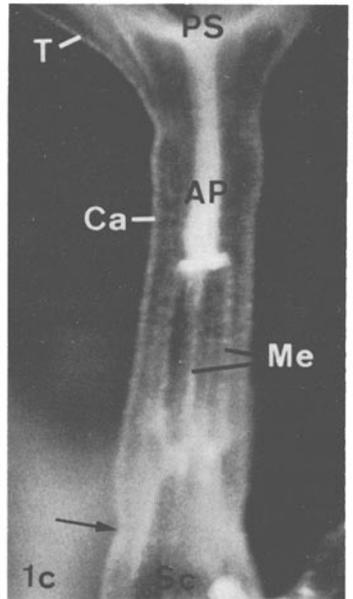
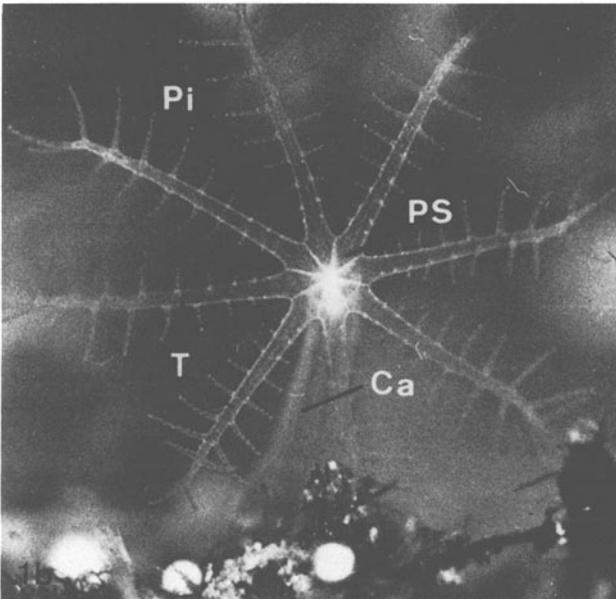
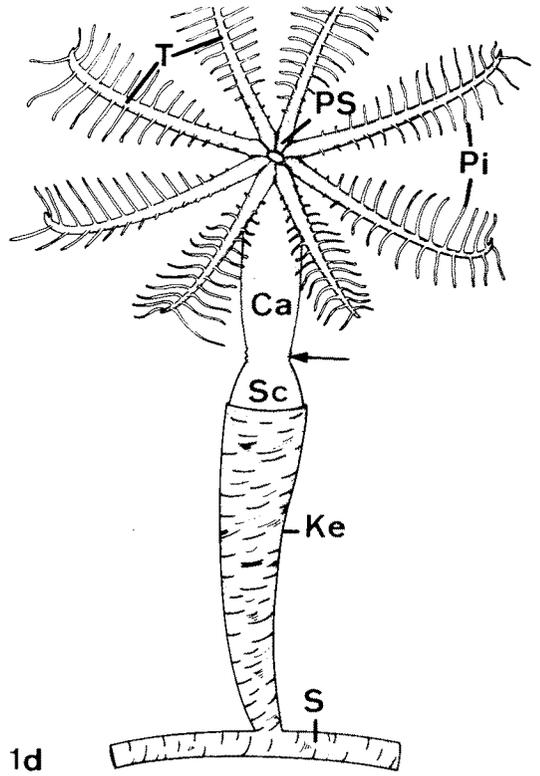
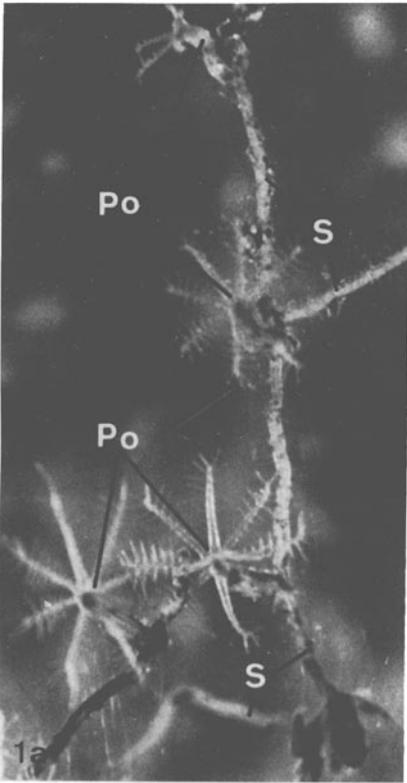
Material. Das Material stammt von Tauchgängen im Bereich der Grotte von Banjole (Rovinj, Jugoslawien), vor deren Eingang Kolonien von *Cornularia cornucopiae* in einer Tiefe von ca. 1 m auf Algen, Schwämmen und Fels wachsen. Die Kolonien wurden auch bei der Zucht im Labor auf ihrem Substrat belassen, in Glasschalen eingebracht und diese wiederum in große Hüllbecken eingetaucht. Als Kulturmedium diente künstlich hergestelltes Seewasser (Salinität 35 ‰; pH-Wert 8,5; Temperatur 16–21 °C). Das Wasser wurde über Aktivkohle gefiltert und gut durchlüftet. Die Fütterung erfolgte dreimal wöchentlich mit getrocknetem Plankton und Liquifry marine.

Präparationsgang. Als Versuchsobjekt dienten Polypen, deren Fütterung zwei Tage zurücklag. Um eine Kontraktion der Polypen zu verhindern, erhielten sie eine Anästhesie mit 7,5 % MgCl₂. Die jeweilige Fixierungslösung wurde der gleichen Menge Seewasser, in dem sich die Versuchsobjekte befanden, zugesetzt und dabei auf eine Endkonzentration von 2 % Glutaraldehyd in 0,1 M Natriumphosphatpufferlösung bei pH 7,2 und 4 °C verdünnt. Nach dem Auswaschen des Fixierungsmittels mit Pufferlösung erfolgte die Kontrastierung der Objekte mit 1 % OsO₄ in Pufferlösung, die Entwässerung in der steigenden Alkoholreihe, die Nachkontrastierung in der 70%igen Alkoholstufe mit 1 % Phosphorwolframsäure und 1 % Uranylacetat und die Einbettung in Styrol-Methacrylat. Die mit Glasmessern an einem Reichert-Mikrotom OM U3 hergestellten Semidünnschnitte wurden mit Toluidinblau gefärbt und an einem Leitz-Dialux-Mikroskop, die Ultradünnschnitte an einem Zeiss-EM 9 S2 mikroskopiert.

ERGEBNISSE

Cornularia cornucopiae bildet auf Fels, Algen, Schwämmen oder Muscheln rasenförmige Kolonien. Die Polypen (Po in Abb. 1a) entspringen einzeln einem reich verzweigten, flächig wachsenden Stolonengeflecht (S in Abb. 1a). Die Kolonie vergrößert sich, indem sich die Stolonen unter fortgesetzter Verzweigung ausbreiten. Die hellgrauen, durchsichtigen Stolonenspitzen können bei Berührung mit anderen Stolonen übereinanderwachsen, wobei es zu einem Verkleben der Peridermhüllen kommt.

Abb. 1a–d. *Cornularia cornucopiae*. a–c Lebendaufnahmen. (a) Peripherie einer Kolonie mit jungen Polypen (Po) und Stolonen (S); 4,5 ×. (b) Expandierter Polyp mit Capitulum (Ca), Peristom (PS) und Pinnulae (Pi)-tragenden Tentakeln (T); 11 ×. (c) Capitulum (Ca) basal durch Ringfurche (→) vom Scapus (SC) abgesetzt; 50 ×. (d) Zeichnung eines expandierten Polypen mit Stolo (S). Der Polyp gliedert sich in Peristom (PS), Tentakel (T), Capitulum (Ca) und Scapus (Sc) mit Kelch (Ke). AP Actinopharynx; Me Mesenterium; Pi Pinnula; → Ringfurche



Bau des Polypen

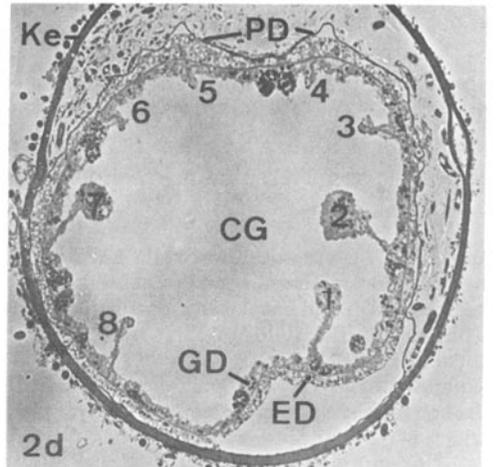
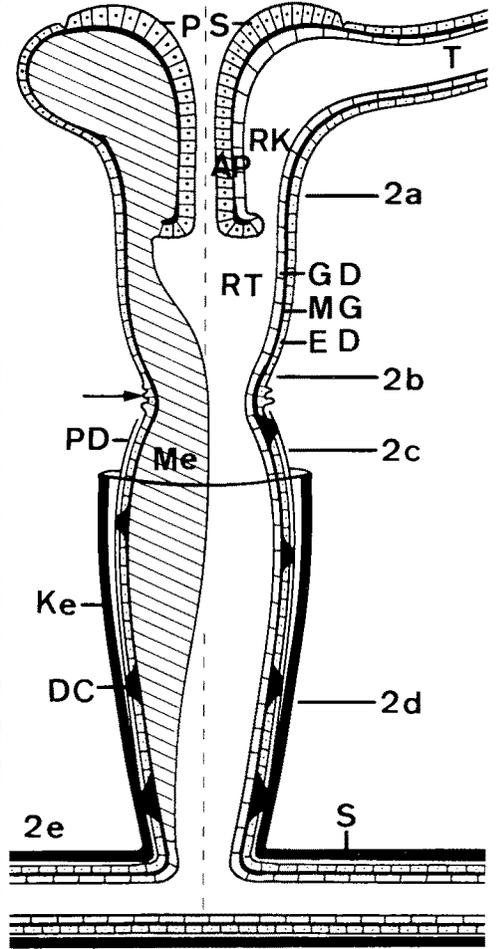
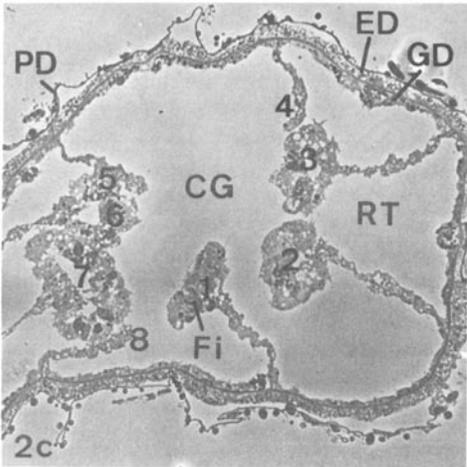
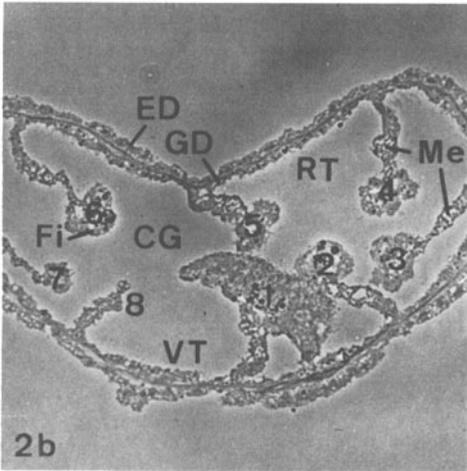
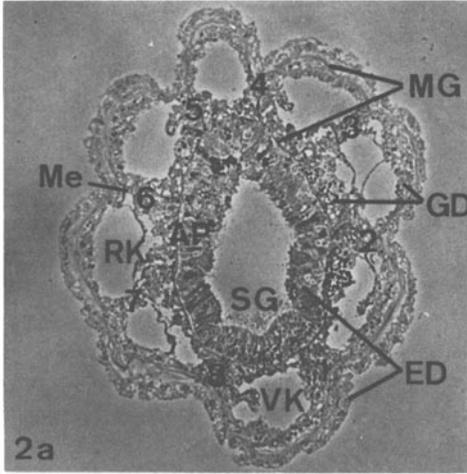
Die im Labor bis zu 8 mm großen Polypen erheben sich einzeln aus den Stolonen. Ihr oraler Pol wird vom Peristom (PS in Abb. 1b und d) gebildet, das von 8 durchsichtigen Tentakeln (T in Abb. 1b und d) umstanden wird, von denen jeder bis zu 15 Seitenzweige, die Pinnulae (Pi in Abb. 1b und d), tragen kann. Sie werden von der Basis zur Spitze hin länger und sind mit abschlußbereiten Nesselkapseln ausgestattet. Im Zentrum geht das Peristom in den Actinopharynx (AP in Abb. 1c) über. Er ist ebenso wie die 8 Mesenterien (Me in Abb. 1c) durch die transparente Wand des zarten Capitulum (Ca in Abb. 1c) zu erkennen, das sich an das Peristom anschließt und seinerseits durch eine Einschnürung (\rightarrow in Abb. 1c und d) vom derben Scapus (Sc in Abb. 1d) abgesetzt ist. Diese Einschnürung wirkt als Gelenk, mit dessen Hilfe das Capitulum beliebig im Raum orientiert werden kann. Dem Scapus ist außen eine dünne, nur mikroskopisch erkennbare Peridermschicht aufgelagert.

Den Scapus umhüllt der Kelch (Ke in Abb. 1d), der die Form eines schwach gebogenen Horns aufweist und zum Namen der Art geführt hat (cornucopia – das Füllhorn). Bei jungen Tieren fehlt der Kelch zunächst; seine Dicke und Länge hängen vom Alter ab. Bei den Laborzuchten erreicht er eine Länge von 4 mm und einen Durchmesser von 0,9 mm. Der hellgelbe bis gelbbraune Kelch wird von Bakterien, Algen und Epizoen besiedelt. Die Körperwand des Polypen liegt der Kelchwand nur im basalen Teil dicht an. Wird der Polyp gestört oder verschlechtern sich die Umweltbedingungen, so zieht er sich vollkommen in den Kelch zurück. Dabei werden zuerst die Tentakel nach oben gerichtet und aneinandergelegt. Mit nach oben gestreckten Tentakeln stülpt sich dann der Polyp teleskopartig ein.

Die verschiedenen, bereits äußerlich erkennbaren Körperregionen sind durch markante anatomische Unterschiede im Körperinnern charakterisiert. Dies wird besonders deutlich beim Vergleich von Querschnitten durch die jeweiligen Körperregionen (2a–d in Abb. 2e).

Im Zentrum des apikalen Abschnittes des Capitulum befindet sich der Actinopharynx (AP in Abb. 2a u. e). Er zeigt im Querschnitt innen die Epidermis (ED in Abb. 2a); dann folgt eine dünne Mesogloea und außen die Gastrodermis (GD in Abb. 2a). Der Actinopharynx bildet eine per definitionem ventral liegende Siphonoglyphe (SG in Abb. 2a) aus, die durch ihren starken Flagellenbesatz auffällt. In diesem apikalen Abschnitt des Capitulum erreichen die Mesenterien (Me in Abb. 2a) den Actinopharynx und gliedern den Gastralraum in 8 Radialkammern (RK in Abb. 2a u. e), von denen die unter der Siphonoglyphe gelegene als Ventalkammer (VK in Abb. 2a) bezeichnet wird. Im Übergangsbereich vom apikalen zum basalen Abschnitt des Capitulum endet der Actinopharynx (AP in Abb. 2e). Die Mesenterien (Me in Abb. 2b) springen leistenartig in den Gastralraum vor und tragen an ihren freien Enden die im Querschnitt mehr

Abb. 2a–e. Schnitte durch einen einzelnen Polypen. a–d Phasenkontrastmikroskopische Aufnahme von Querschnitten. (a) Capitulum apikal mit Actinopharynx (AP); 250 \times . (b) Capitulum basal mit freien Mesenterien (Me); 300 \times . (c) Scapus apikal außerhalb des Kelches; 275 \times . (d) Scapus basal mit Kelch (Ke); 275 \times . (e) Schematische Darstellung eines Längsschnittes. Linke Hälfte mit Mesenterium (Me); rechte Hälfte mit Radialtasche (RT); 2a–d Schnittebenen. AP Actinopharynx; CG Centrogaster; DC Desmocyte; ED Epidermis; Fi Filament; GD Gastrodermis; Ke Kelch; Me Mesenterium; MG Mesogloea; PD Periderm; PS Peristom; RK Radialkammer; RT Radialtasche; S Stolo; SG Siphonoglyphe; T Tentakel; VK Ventalkammer; VT Ventaltasche. 1–8 Mesenterien



oder weniger halbmondförmigen Mesenterialfilamente (Fi in Abb. 2b). Der Gastralraum wird durch die Mesenterien in einen Zentralmagen (CG in Abb. 2b) und 8 Radialtaschen (RT in Abb. 2b) gegliedert. Die ventrale Gastraltasche (VT in Abb. 2b), die die Fortsetzung der Ventrakammer (VK in Abb. 2a) darstellt, ist von zwei Mesenterien begrenzt, deren Filamente in Form und Größe von den übrigen 6 Mesenterialfilamenten (2–7 in Abb. 2b) abweichen. Das eine dieser beiden Filamente (1 in Abb. 2b) ist relativ groß, hat eine im Querschnitt pilzhutförmige Gestalt und weist wie die Siphonoglyphe einen dichten Flagellenbesatz auf, das andere Filament (8 in Abb. 2b) ist reduziert.

Im voluminösen Gastralraum des Scapus treten die Mesenterien besonders deutlich in Erscheinung. Während im Capitulum die Filamente 2–7 sehr viel kleiner waren als das erste, sind nun alle – bis auf das kleine 8. Filament – mehr oder weniger gleich groß (Fi in Abb. 2c). Zur Basis des Scapus hin setzt eine Verkleinerung der Mesenterien ein. Sie beginnt mit der Rückbildung der Filamente, die von Tier zu Tier variierend bei verschiedenen Mesenterien einsetzen kann. In Abb. 2c ist das Filament des Mesenteriums 4 als erstes reduziert. Während die Epidermis des Capitulums nach außen nur eine dünne Glykokalyx ausscheidet, ist der Scapus von einem dünnen, verformbaren Periderm (PD in Abb. 2c) umgeben. Im basalen Bereich des Scapus werden die Mesenterien immer kürzer (1–8 in Abb. 2d) und fehlen in den Stolonen schließlich ganz. Den Polypen umgibt außen der Kelch (Ke in Abb. 2d), in den sich das Tier vollständig zurückziehen kann.

Histologie und Cytologie der Körperregionen

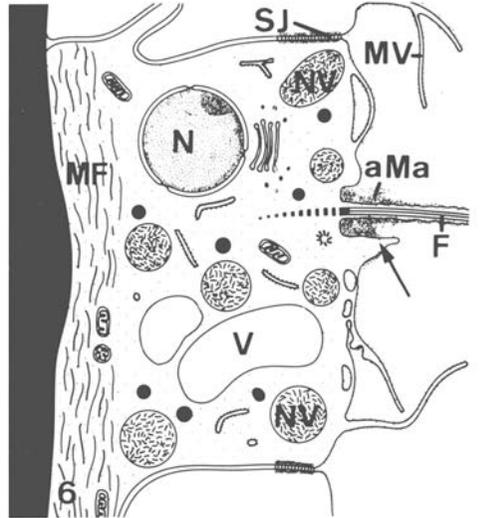
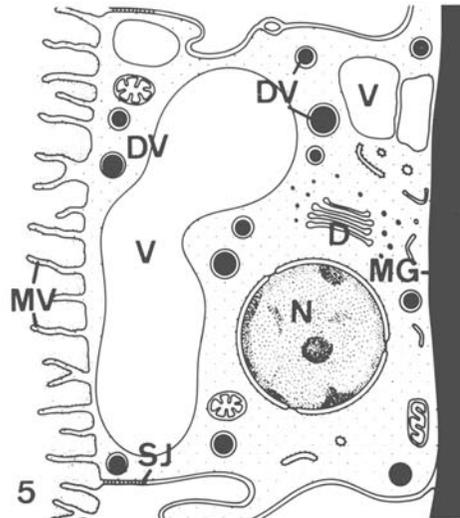
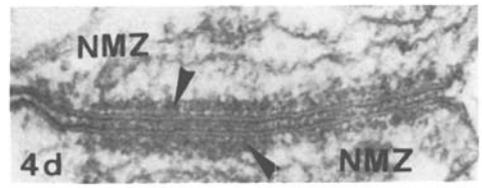
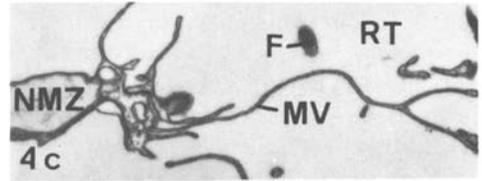
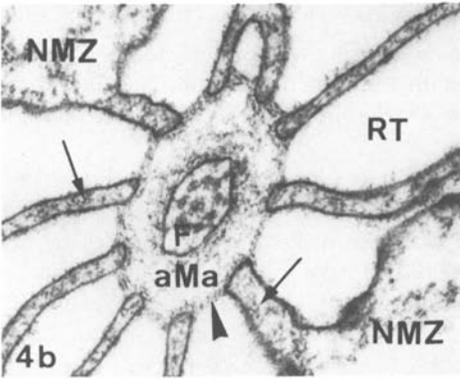
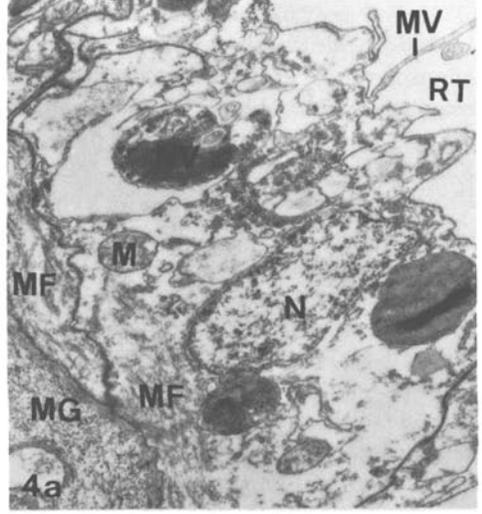
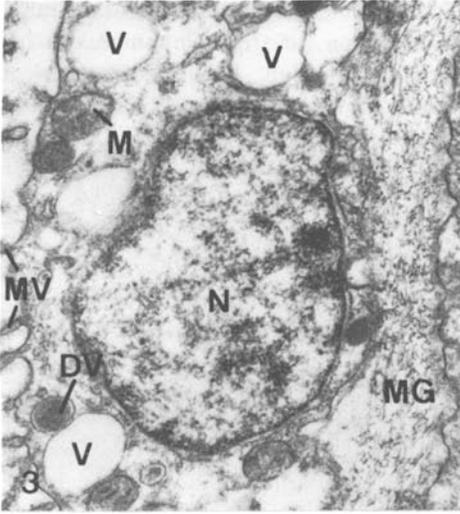
Zur grundsätzlichen Einführung in die Histologie und Cytologie von *Cornularia cornucopiae* dienen in der Folge Schnitte durch die Körperwand des Capitulums, da diese Region die größte Übereinstimmung mit den übrigen Cnidariern aufweist. Danach werden die Besonderheiten der restlichen Körperregionen besprochen.

Capitulum

Während die Mesenterien und der durch sie gegliederte Gastralraum im apikalen und basalen Abschnitt des Capitulums einen sehr unterschiedlichen Aufbau aufweisen, ist die Körperwand im gesamten Bereich des Capitulums gleich aufgebaut.

Körperwand. Die Körperwand besteht wie die aller Cnidarier aus zwei Zelllagen, der Epidermis und der in der Regel dickeren Gastrodermis, die durch eine relativ dünne Mesogloea voneinander getrennt sind (Abb. 2a u. e). In der Epidermis überwiegen flache Epithelzellen, deren Gestalt vom Expansionsgrad der Polypen abhängt. Bei ausgestreckten Tieren kann die Epidermis bereichsweise dünner als 1 µm sein. Einen

Abb. 3–6. Längsschnitte durch die Körperwand des Capitulums. 3 Epidermale Epithelzelle mit dichtem Mikrovillibesatz (MV); 22 000 ×. 4a–d. Gastrodermis. (a) Nährmuskelzelle mit Nahrungsvakuolen (NV) und basaler Myofibrille (MF); 12 000 ×. (b) Flagelle (F), zu der Zellausläufer (→) der Nährmuskelzellen (NMZ) ziehen; ► Verdichtung des amorphen Materials (aMa). 45 000 ×. (c) Zellapex mit verzweigten Mikrovilli (MV); 7 500 ×. (d) Lateraler Zellkontakt; ► feingranuläre Materialauflage; 100 000 ×. 5 und 6 Schematische Längsschnitte. 5 Epidermale Epithelzelle; 6 Gastrodermale Nährmuskelzelle. D Dictyosom; DV Dense-Cored-Vesicle; F Flagelle; M Mitochondrium; MF Myofibrille; MG Mesogloea; MV Mikrovillus; N Nukleus; NMZ Nährmuskelzelle; NV Nahrungsvakuole; RT Radialtasche; SJ Septierte Junktion; V Vakuole; → Zellausläufer



großen Teil der Zelle nehmen der Zellkern (N in Abb. 3) und zahlreiche Vakuolen (V in Abb. 3) mit strukturlosem Inhalt ein. Letztere stellen, wie die Rekonstruktion von Serienschnitten ergibt, Anschnitte einer einzigen großen, bisweilen verzweigten Vakuole dar (V in Abb. 5). Die Zellen enthalten Dens-Cored-Vesikel (DV in Abb. 3 und 5), die in der Nähe der Mesogloea gehäuft auftreten können. Die übrigen Zellorganellen sind nur spärlich vorhanden. Der Zellapex bildet einen dichten Mikrovillisaum (MV in Abb. 3 u. 5) aus und ist von einer Glykokalyx überzogen. Myofibrillen fehlen den Epithelzellen, d. h. die Epidermis der Körperwand ist frei von Muskulatur.

Die in der Gastrodermis dominierenden Nährmuskelzellen sind höher als die Epithelzellen und verfügen über einen gut ausgebildeten vakuolären Apparat mit zahlreichen großen Nahrungsvakuolen (NV in Abb. 4a und 6). Auch sie tragen Mikrovilli (MV in Abb. 4a u. 6), die meist verzweigt sind und bizarre Formen annehmen können (MV in Abb. 4c). Die septierten Junctionen weisen in der Gastrodermis cytoplasmawärts gerichtete Verdickungen aus feingranulärem Material auf (▶ Abb. 4d). Jede Nährmuskelzelle trägt eine Flagelle (F in Abb. 6), die einer grubenförmigen Vertiefung des Zellapex entspringt. Der basale Abschnitt der Flagelle ist von schmalen, septenförmigen Zellausläufern (→ in Abb. 4b und 6) umstanden. Der Raum zwischen Flagelle (F in Abb. 4b u. 6) und dem Kranz von Zellausläufern ist angefüllt mit amorphem Material (aMa in Abb. 4b), das zwischen den Enden der Zellausläufer verdichtet ist (▶ in Abb. 4b). In der Zelle ist die Flagelle durch einen Basalkörper und ein Rootlet verankert. Die Zellbasis und ihre Ausläufer enthalten kräftig ausgebildete Myofibrillen (MF in Abb. 4a und 6).

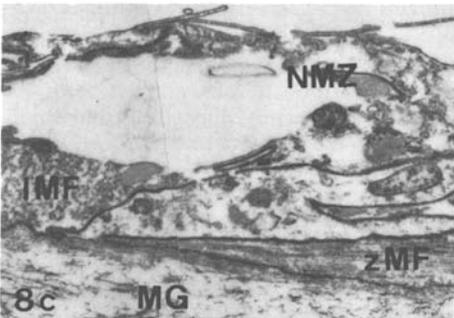
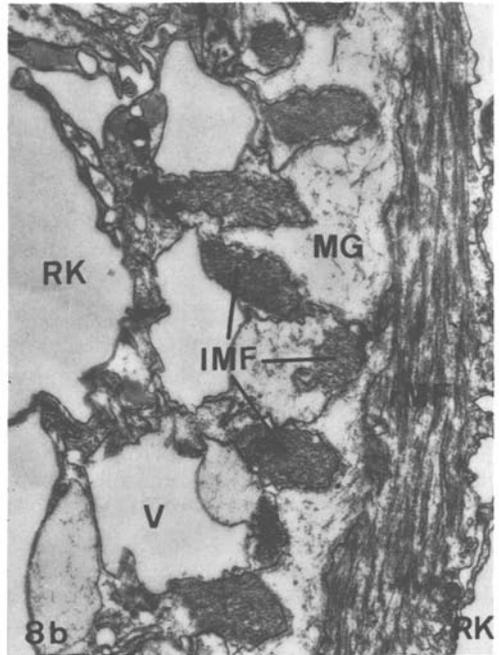
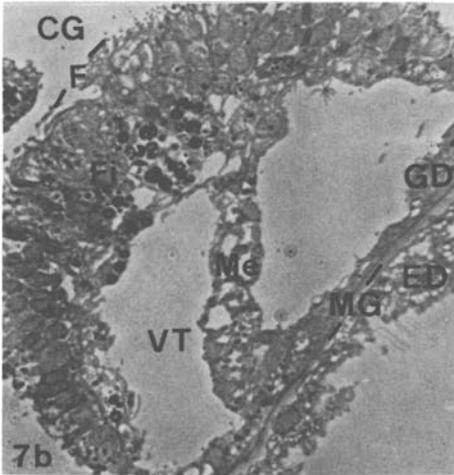
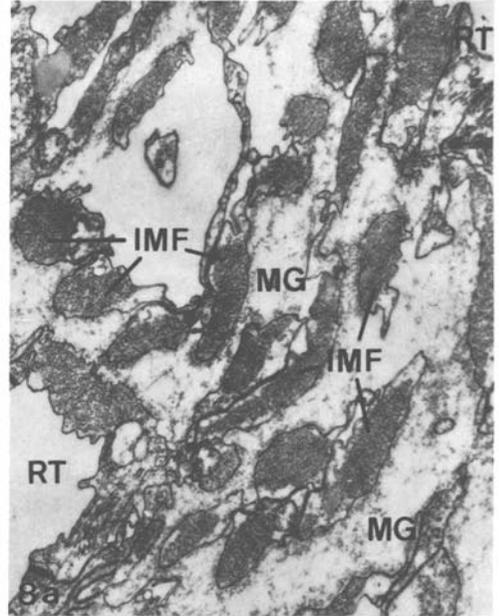
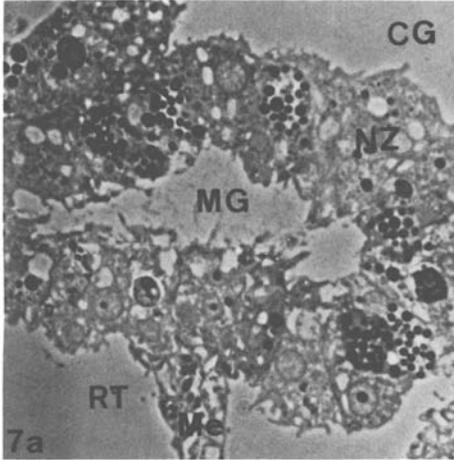
Mesenterien und Filamente. Die Mesenterien bestehen aus zwei Lagen Gastrodermis und der dazwischen liegenden Mesogloea. An ihrem freien Ende bilden sie jeweils ein Gastralfilament aus. Diese Filamente bestehen aus Nährzellen sowie serösen Drüsen- oder Zymogenzellen (NZ und ZZ in Abb. 7a), die relativ kurze Mikrovilli und Flagellen tragen. Die Zellen der Filamente enthalten keine Myofibrillen. Das Filament des Mesenteriums 1 (Fi in Abb. 7b) fällt nicht nur durch seinen dichten Mikrovillibesatz, sondern auch durch seine langen Flagellen (F in Abb. 7b) auf. Im Gegensatz zu den anderen Filamenten fehlen ihm weitgehend die serösen Drüsenzellen. Die eigentlichen Mesenterien, die die Verbindung zwischen Körperwand und Filament bzw. Actinopharynx darstellen, bestehen ausschließlich aus Nährmuskelzellen, die wie bei allen Anthozoen den Hauptanteil der Muskulatur enthalten.

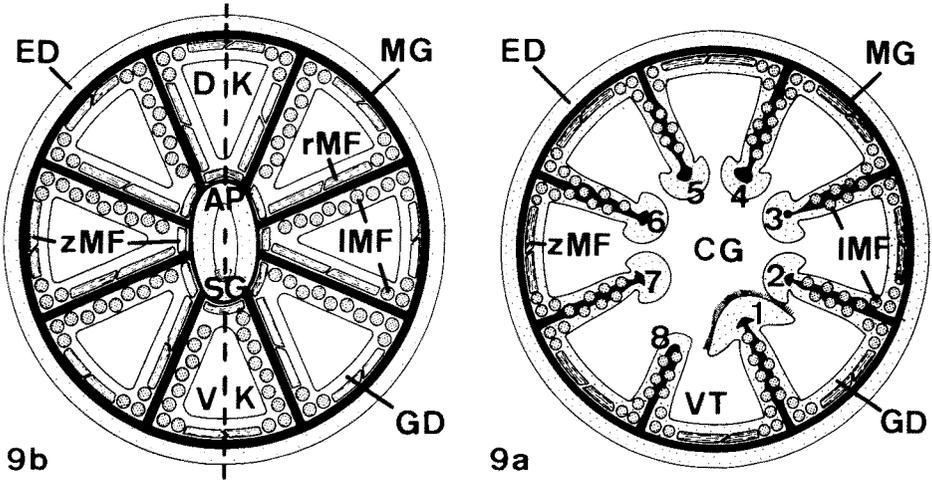
Muskulatur. In den freien Mesenterien bilden die Nährmuskelzellen lange Zellausläufer aus, die in die hier relativ mächtige Mesogloea (MG in Abb. 8a) ziehen, so daß sie zum Teil vollkommen von Mesogloea umgeben sind. Beide Gastrodermislagen enthalten nur längs verlaufende Myofibrillen (IMF in Abb. 8a, 9a). Diese längs verlau-

Abb. 7–8. Querschnitte durch die Gastrodermis des Capitulum. 7a und b. Filamente. (a) "Normales" Filament mit Nähr- (NZ) und Zymogenzellen (ZZ); 1500 ×. (b) Großes Filament (Fi) des Mesenteriums 1 (Me) mit dichtem Flagellenbesatz (F); 500 ×. 8a–c Muskulatur. (a) Freies Mesenterium des basalen Capitulum mit ausschließlich längs verlaufenden Myofibrillen (IMF); 9000 ×. (b) Mesenterium des apikalen Capitulum mit ventral längs verlaufenden (IMF), aber dorsal radiär verlaufenden (rMF) Myofibrillen; 16 000 ×. (c) Körperwand mit längs (IMF) und zirkulär (zMF) verlaufenden Myofibrillen. 10 000 ×. CG Centrogaster; ED Epidermis; GD Gastrodermis; Me Mesenterium; MG Mesogloea; NMZ Nährmuskelzelle; RK Radialkammer; RT Radialtasche; V Vakuole; VT Ventraltasche

fende Muskulatur reicht im Bereich der Mesenterien bis in die Körperwand (IMF in Abb. 8c und 9a) und unterbricht dort das zirkuläre Muskelsystem (zMF in Abb. 8c und 9a) der Körperwand.

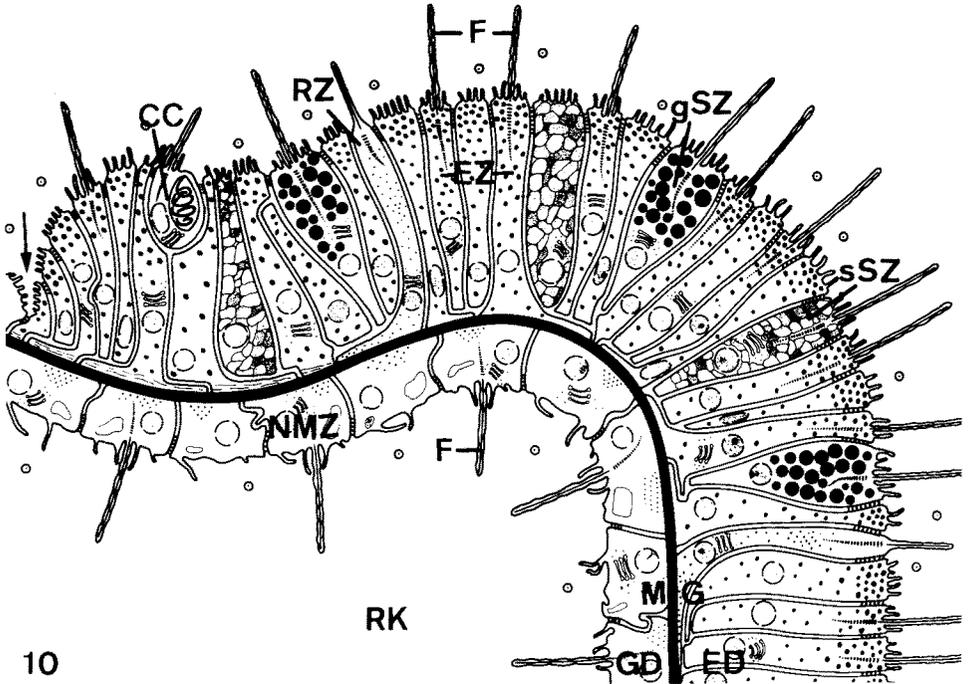
Im apikalen Bereich des Capitulum erreichen die Mesenterien den Actinopharynx.





9b

9a



10

Abb. 9a und b. Muskelsysteme. Schematische Darstellung von Querschnitten durch das Capitulum. (a) Basaler Abschnitt; Freie Mesenterien mit Längsmuskulatur (IMF); Körperwand mit Längs- (IMF) und Zirkulärmuskulatur (zMF); (b) Apikaler Abschnitt; Körperwand mit Längs- (IMF) und Zirkulärmuskulatur (zMF). Mesenterien außer mit Längs- (IMF) auch mit Radiärmuskulatur (rMF). Actinopharynx (AP) nur mit Zirkulärmuskulatur (zMF)

Abb. 10. Peristom und Actinopharynx; Schematischer Längsschnitt. CC Cnidocyte; CG Centrogaster; DK Dorsalkammer; ED Epidermis; EZ Epithelzelle; F Flagelle; GD Gastrodermis; MG Mesogloea; NMZ Nährmuskelzelle; RK Radialkammer; RZ Rezeptorzelle; g/sSZ granuläre/spumöse Schleimzelle; VK Ventralchamber; VT Ventraltasche; 1-8 Mesenterien; → Kerbe zwischen Tentakeln und Peristom; --- Symmetrieachse

Hier tritt die zirkuläre Muskulatur (zMF in Abb. 9b) nicht nur in der Körperwand, sondern auch in der Gastrodermis des Actinopharynx auf. Die Mesenterien enthalten nur in der ventralen Gastrodermislage Längsmuskulatur (lMF in Abb. 8b und 9b), in der dorsalen dagegen Radiärmuskulatur (rMF in Abb. 8b und 9b). Infolgedessen ist die Ventrialkammer (VK in Abb. 9b) beiderseits von Längsmuskulatur, die Dorsalkammer (DK in Abb. 9b) beiderseits von Radiärmuskulatur begrenzt. Durch die dorsale und ventrale Radiärkammer läßt sich eine Achse (--- in Abb. 9b) legen, die zwei spiegelbildliche Hälften voneinander trennt. *Cornularia cornucopiae* hat somit einen typisch bilateral-symmetrischen Körperbau.

Peristom und Actinopharynx

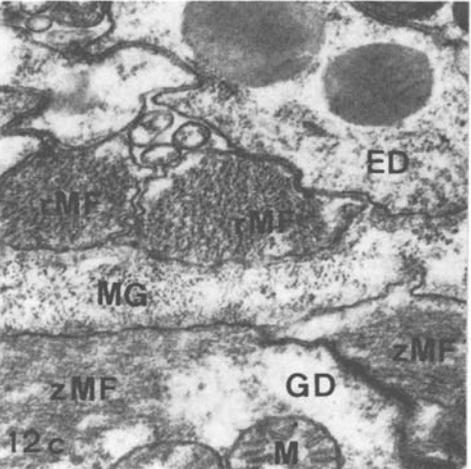
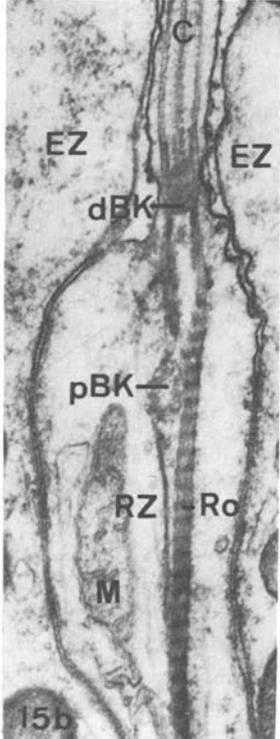
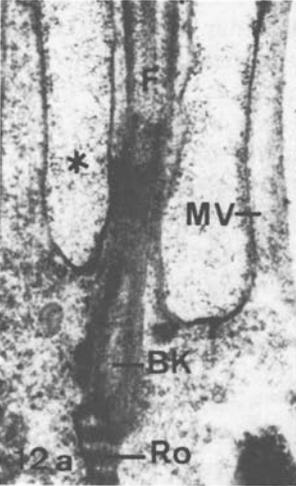
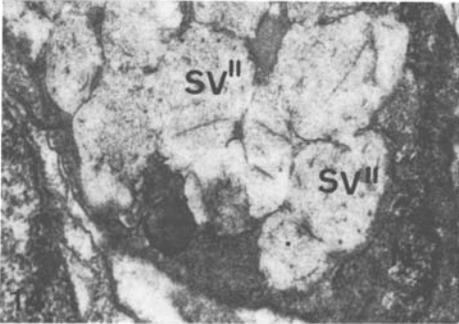
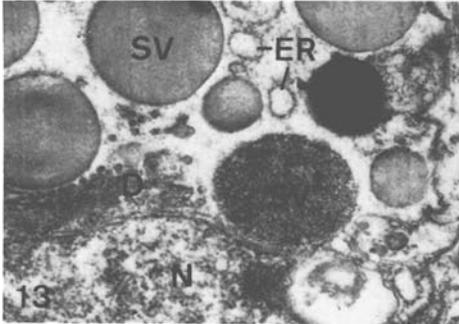
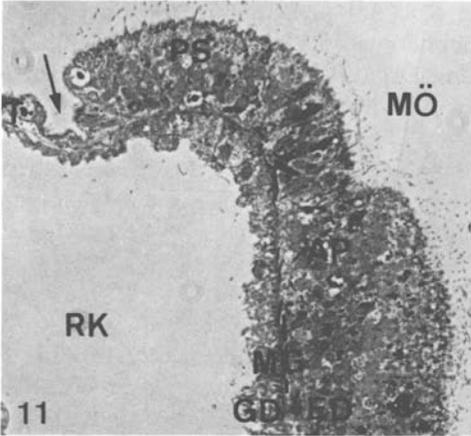
Der orale Pol des Polypen wird vom Peristom oder Mundfeld (PS in Abb. 2e) gebildet. An ihm inserieren die acht Tentakel, deren Epidermis durch eine tiefe Einkerbung deutlich von der des Peristoms abgesetzt ist (→ in Abb. 10 u. 11). Im Zentrum des Mundfeldes liegt die Mundöffnung, die in den Actinopharynx oder das Schlundrohr (AP in Abb. 2e) führt. Der Übergang vom Peristom zum Actinopharynx (PS und AP in Abb. 11) ist fließend, da sich beide Epidermisbereiche histologisch und cytologisch kaum voneinander unterscheiden. Sie bestehen aus Epithel-, Drüsen-, Rezeptor- und Nesselzellen. Die Gastrodermis entspricht der der Körperwand.

Epithelzellen. Die Epidermis besteht aus hochprismatischen Zellen, deren Hauptanteil die Epithelzellen (EZ in Abb. 10) ausmachen. Sie tragen im Gegensatz zu den Epithelzellen des Capitulum jeweils eine Flagelle (F in Abb. 10 und 12a), die ein Kranz von Mikrovilli (MV in Abb. 12a) umgibt. Die übrigen Mikrovilli sind lang und unverzweigt. Die Flagellen werden durch Basalkörper und einen Rootlet-Apparat (BK und Ro in Abb. 12a und b) in der Zelle verankert. In der Peripherie des Peristoms besitzen die Epithelzellen radiär ausgerichtete, myofibrillenhaltige (rMF in Abb. 12c) Zellausläufer, deren Anzahl an Myofilamenten zur Mundöffnung hin abnimmt und die im Actinopharynx ganz fehlen.

Muköse Drüsenzellen. Zwischen den Epithelzellen liegen muköse Drüsenzellen, die ebenfalls Mikrovilli und Flagellen tragen. Es handelt sich um spumöse und granuläre Schleimzellen. Letztere (gSZ in Abb. 10) bestehen aus einem tränenförmigen Zellapex und einer stielartigen Basis. Der Apex enthält kugelige Sekretvakuolen mit stark osmiophilem Inhalt, der in Kernnähe granulär (SV' in Abb. 13), sonst aber nahezu homogen erscheint (SV in Abb. 13). Daneben treten sog. spumöse Schleimzellen auf (sSZ in Abb. 10). Sie haben eine schlanke Form und sind dicht mit Sekretvakuolen (SV'' in Abb. 14) angefüllt, deren Inhalt aus einem lockeren, filamentösen Geflecht besteht. Die Membranen dieser Vakuolen werden regelmäßig durch die Präparation stark angegriffen, so daß Membranbrüche und Vakuolenfusionen die Folge sind.

Rezeptorzellen. Nur im Peristom und im Actinopharynx treten Rezeptorzellen auf (RZ in Abb. 10). Sie befinden sich entweder auf gleicher Höhe mit den Nachbarzellen (RZ in Abb. 10) oder eingesenkt zwischen diesen (Abb. 15b). Sie sind noch schmaler als die Epithelzellen, tragen eine Sinnes Cilie (C in Abb. 15a und b), die nicht von Mikrovilli umstanden ist, und enthalten im mittleren Bereich der Zelle zahlreiche Dense-Cored-Vesikel (DV in Abb. 15a). Die in geringer Anzahl auftretenden Nesselzellen werden im Zusammenhang mit den Tentakeln besprochen.

Siphonoglyphe. Wie bei allen Octocorallia ist auch bei *Cornularia cornuco-*



pie nur eine Siphonoglyphe (SG in Abb. 16a) vorhanden. Sie liegt an einer der Schmalseiten des Actinopharynx und wird nur von Epithelzellen gebildet. Schon lichtmikroskopisch (F in Abb. 16a) fällt die große Anzahl von Flagellen auf (F in Abb. 16a und b). Diese Epithelzellen sind ca. 15 µm hoch, aber nur weniger als 1 µm breit. Im Bereich der Nuklei erweitern sich die schmalen Zellen. Die Kerne benachbarter Epithelzellen sind gegeneinander versetzt, so daß ein mehrreihiges Epithel entsteht.

Tentakel

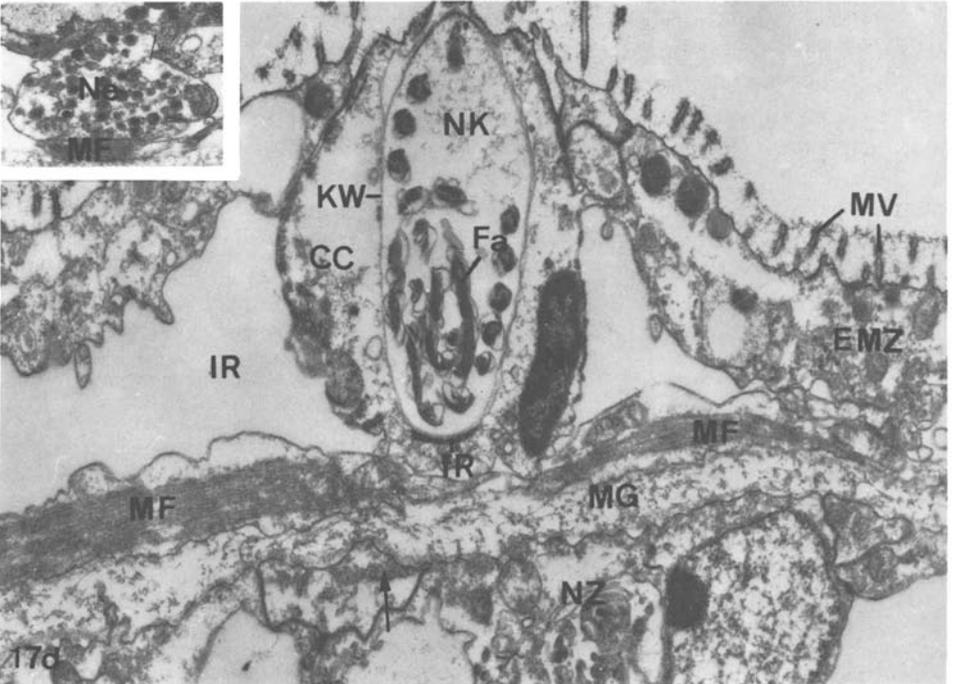
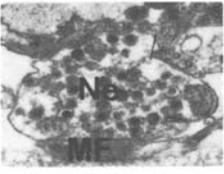
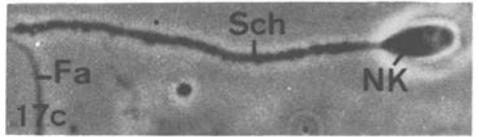
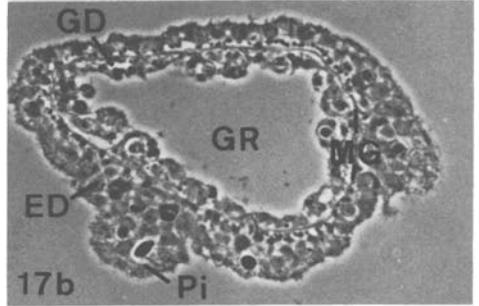
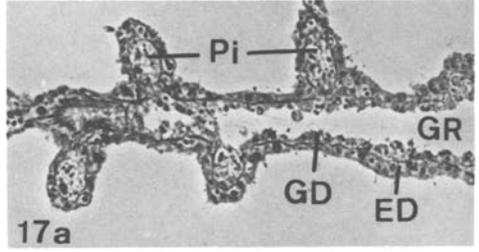
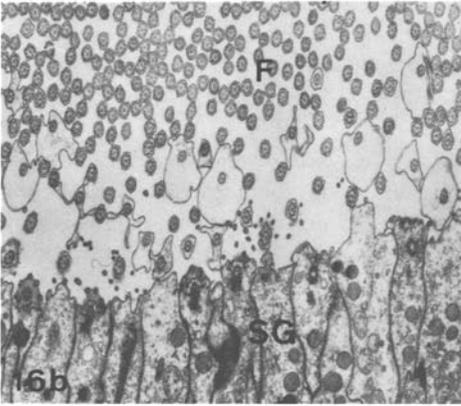
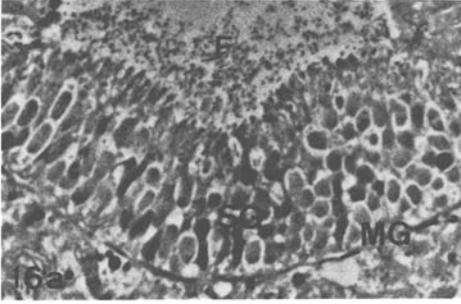
Die acht Tentakel von *Cornularia cornucopiae* sind ebenso wie die Pinnulae hohl. Ihr Gastralraum (GR in Abb. 17a und b) wird von Nährzellen begrenzt, die im wesentlichen denen der Körperwand entsprechen. Ihrer äußeren Form nach sind sie jedoch Plattenepithelzellen ohne Myofibrillen.

Epithelmuskelzellen. Den Hauptteil der Epidermis stellen Epithelmuskelzellen (EMZ in Abb. 17d) mit langen, basalen Zellausläufern, die der Mesogloea (MG in Abb. 17d) direkt anliegen.

Ihre Myofibrillen (MF in Abb. 17d) verlaufen in Längsrichtung. Je nach Expansionsgrad der Tentakel sind diese Epithelmuskelzellen entweder flach und lassen große lokal erweiterte Interzellularräume (IR in Abb. 17d) zwischen sich frei, oder sie sind hochprismatisch mit engem Interzellularspalt. Zwischen den basalen, myofibrillenhaltigen Zellausläufern liegen Nervenzellen bzw. ihre Neurite, die ein relativ engmaschiges Nervennetz bilden. Die Anschnitte der Neurite (Ne im Inset der Abb. 17d) enthalten in der Regel Neurosekretvesikel. In geringer Zahl treten in der Epidermis der Tentakel auch spumöse Schleimzellen auf, in großer Zahl hingegen Cnidocyten (CC in Abb. 17d), die in den Pinnulae (Pi in Abb. 17a und b) dicht aneinandergereiht Nesselleisten bilden.

Cnidocyten. Das vorliegende Monocnidom besteht aus rhabdoiden Heteronemen, d. h. der Nesselapparat besitzt einen stabförmigen basalen Schaft (Sch in Abb. 17c); die Nesselkapseln gehören darüber hinaus dem Typ der makrobasischen Mastigophoren an, weil der Schaft mehr als die vierfache Kapsellänge (NK in Abb. 17c) erreicht, und der Nessel faden (Fa in Abb. 17c) deutlich vom Schaft abgesetzt ist. Die reife, ca. 5 µm hohe Cnidocyte (CC in Abb. 17d) hat eine ovale Gestalt und ist über septierte Junctionen mit den benachbarten Zellen verbunden. Die Nesselkapsel der reifen Nesselzelle drängt den Nukleus (N in Abb. 17d) an die Peripherie der Zellbasis; die übrigen Zellorganellen sind stark reduziert. Die Nesselkapsel (NK in Abb. 17d) nimmt den größten Teil der Zelle ein. Sie wird außen durch eine ca. 30 nm dicke Kapselwand (KW in Abb. 17d) begrenzt und enthält im Innern den Schaft sowie den

Abb. 11–15. Peristom. 11 Längsschnitt; 300 ×. 12a–c Epithelzellen. (a) Zellapex trägt eine von Mikrovilli (MV) umstandene Flagelle (F); 52 000 ×. (b) Zellapex mit distalem und proximalem Basalkörper (dBK und pBK) und Rootletapparat (Ro); 63 000 ×. (c) Zellbasen mit radiärer Muskulatur (rMF) in der Epidermis (ED) und zirkulär verlaufenden Myofibrillen (zMF) in der Gastrodermis (GD); 32 000 ×. 13 Granuläre Schleimzelle; 19 000 ×. 14 Spumöse Schleimzelle; 30 000 ×. 15a und b Rezeptorzellen (RZ). (a) Zelle mit zahlreichen Dense-Cored-Vesicles (DV); 40 000 ×. (b) Zelle mit versenktem Zellapex; 40 000 ×. AP Actinopharynx; d/pBK distaler/proximaler Basalkörper; D Dictyosom; ED Epidermis; ER Endoplasmatisches Retikulum; EZ Epithelzelle; GD Gastrodermis; M Mitochondrium; MG Mesogloea; MÖ Mundöffnung; N Nukleus; PS Peristom; RK Radialkammer; Ro Rootlet; SV/SV'/SV'' Sekretvakuole mit homogenem/granulärem/filamentösem Inhalt; T Tentakel; ★ Glykokalyx; → Grenze zwischen Tentakel und Peristom



aufgewickelten Faden (Fa in Abb. 17d). Basal ist die Nesselkapsel durch einen osmiophilen fibrösen Ring (fR in Abb. 17d) im Cytoplasma verankert. Die Peripherie des Zellapex bildet einen Ciliarkonus aus. Er entspricht dem Cnidocilapparat der Hydrozoen, ist jedoch viel einfacher aufgebaut. Das Zentrum besteht aus einer Flagelle, die von einem inneren Mikrovillikranz der eigenen und einem äußeren Mikrovillikranz der benachbarten Zelle umstanden ist. Die Flagelle ist mit Basalkörper und Rootletapparat im Cytoplasma verankert.

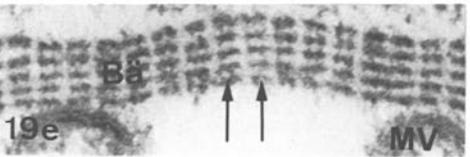
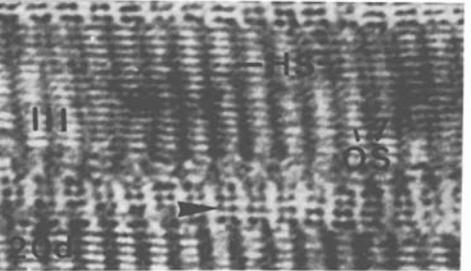
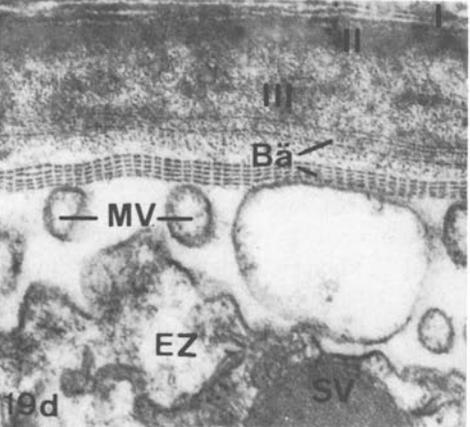
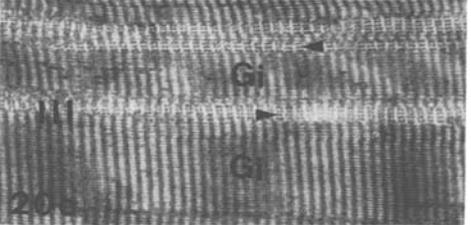
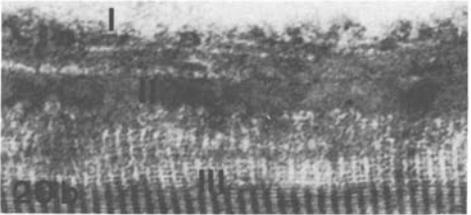
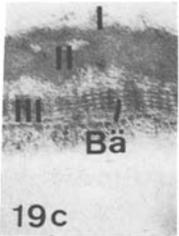
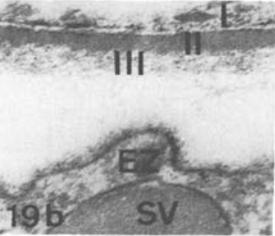
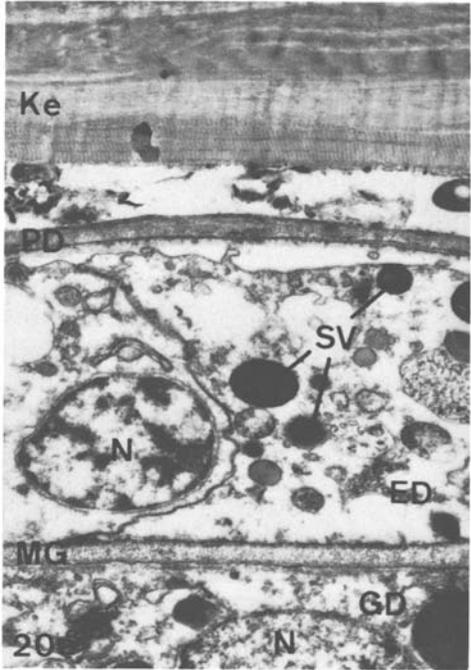
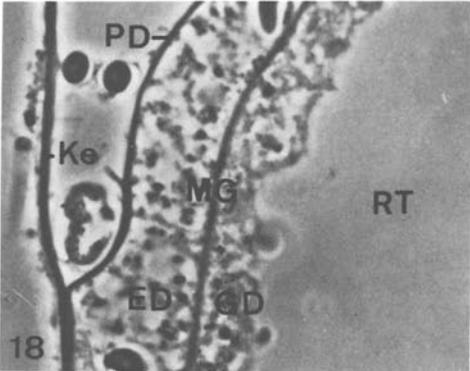
Scapus

Für den Scapus (Sc in Abb. 1d), den basalen Körperabschnitt des Polypen zwischen Capitulum und Stolo, ist es charakteristisch, daß er immer von einer Peridermschicht überzogen ist. Bei einem expandierten Polypen gliedert sich der Scapus in den apikalen, kelchfreien und den basalen vom Kelch umschlossenen Teil. Die Zymogen- und Nährzellen der Gastrodermis entsprechen denen des Capitulum. Dies gilt im wesentlichen auch für die Epithelzellen der Epidermis, die allerdings einen auffallend stark entwickelten Golgi-Apparat und zahlreiche Sekretvesikel besitzen. Einen nur im Scapus auftretenden Zelltyp stellen die Desmocysten dar, mit deren Hilfe der Polyp im Periderm verankert ist.

Periderm. Das Periderm (PD in Abb. 18) besteht aus drei nur bei elektronenmikroskopischer Vergrößerung erkennbaren Lagen und umgibt als dünne und flexible Schicht den gesamten Scapus. Wegen seines steten Längenwachstums ist neu gebildetes Periderm am ehesten im Grenzbereich zwischen Capitulum und kelchfreiem Scapus zu erwarten. Ein einschichtiges Periderm konnten wir auch in diesem Bildungsbereich nicht beobachten. Das jüngste, neu gebildete Periderm, das wir fanden, bestand bereits aus einer unterschiedlich dicken äußeren Lage (I in Abb. 19a) aus lockerem, unregelmäßig angeordnetem fibrillärem Material und einer 25 nm dicken inneren Lage (II in Abb. 19a) aus osmiophilem, dicht gepacktem Material. Nur wenige Zellagen basalwärts kommt als weitere Schicht eine basale Lage (III in Abb. 19b) hinzu, wodurch die innere Lage zur mittleren (II in Abb. 19b) wird. Die basale Lage weist wie die äußere Lage eine relativ lockere, fibrilläre Struktur auf. Sie nimmt zur Basis des Polypen hin an Dicke zu. Ist eine bestimmte Dicke erreicht, so tritt in dieser basalen Lage ein mehr oder weniger breiter Streifen mit einer gleichmäßigen Bänderung auf (Bä in Abb. 19c), die eine Periodizität von ca. 23 nm besitzt. In der vom Kelch umschlossenen Zone ist insbesondere die basale Lage (III in Abb. 19d) erheblich verdickt und die Anzahl der gebänderten Streifen größer. Letztere werden aus gleichartigen, osmiophilen Strukturen aufgebaut, die im Schnitt die Form von Rechtecken haben können, meistens jedoch die Form von Hanteln oder Dipolen aufweisen (→ in Abb. 19e). Sie sind 17 nm lang und 6 nm hoch und liegen in einem Abstand von 6 nm hinter- bzw. nebeneinander.

Abb. 16a und b. Siphonoglyphe (SG); Querschnitt; (a) 1000 ×. (b) 8000 ×

Abb. 17a–d. Tentakel. (a) Längsschnitt; 1200 ×. (b) Querschnitt; 1200 ×. (c) Nesselkapsel nach Mazeration; 1800 ×. (d) Längsschnitt; Epidermis mit Cnidocyte (CC) und großen Interzellularräumen (IR); 13000 ×. Inset: Neurit, quer (Ne); 13000 ×. ED Epidermis; EMZ Epithelmuskelzelle; F Flagelle; Fa Faden; GD Gastrodermis; GR Gastralraum; KW Kapselwand; MF Myofibrille; MG Mesogloea; MV Mikrovilli; N Nukleus; NK Nesselkapsel; NZ Nährzelle; Pi Pinnula; fR fibröser Ring; Sch Schaft; → feingranuläres Material



Kelch. Mit dem Kelch bildet der Polyp im stolonahen Bereich neben der Mesogloea (MG in Abb. 20a) und dem Periderm (PD in Abb. 20a) eine dritte, azelluläre Schicht aus (Ke in Abb. 20a). Der Abstand zwischen Kelch und Periderm (Ke und PD in Abb. 18) kann im apikalen Bereich ein Vielfaches der Dicke der Körperwand betragen; im basalen Teil sind sie dagegen häufig miteinander verschmolzen. Der Kelch besteht wie das Periderm aus einer fibrillären äußeren Lage (I in Abb. 20b), einer dicht gepackten mittleren Lage (II in Abb. 20b) und einer basalen Lage (III in Abb. 20b–d), die ihrerseits wiederum aus mehreren Schichten zusammengesetzt ist (Ke in Abb. 20a). Diese weisen ebenfalls eine Bänderung auf, innerhalb derer man die schon vom Periderm bekannten (\rightarrow in Abb. 19e) hantelförmigen Strukturen wiederfindet (\blacktriangleright in Abb. 20c und d), die in Form und Größe miteinander übereinstimmen. Meist liegt jedoch eine höher geordnete Struktur in Form eines Gitters (Gi in Abb. 20c und d) vor, das aus 8 nm dicken Hauptstreben (HS in Abb. 20d) und 14 nm langen bzw. 3 nm dicken ebenfalls osmiophilen Querstreben (QS in Abb. 20d) aufgebaut ist. Sowohl Haupt- als auch Querstreben liegen in einem konstanten Abstand voneinander und lassen 14 nm breite und 5 nm hohe Fenster frei. Die Hauptstreben weisen die schon bekannte Periodizität von 23 nm auf.

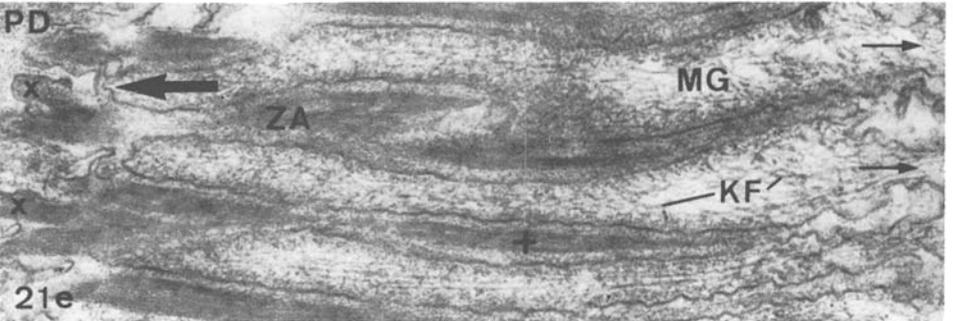
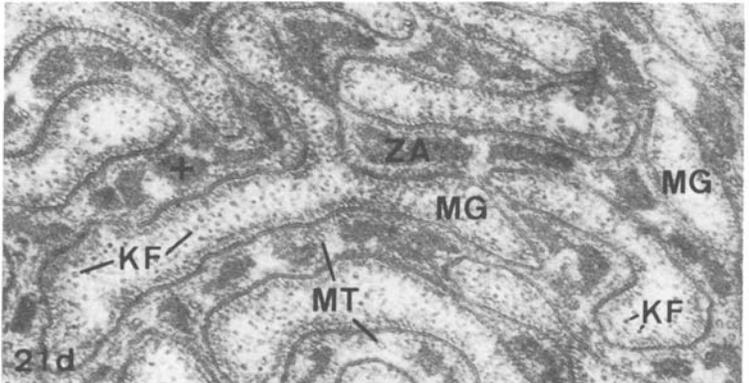
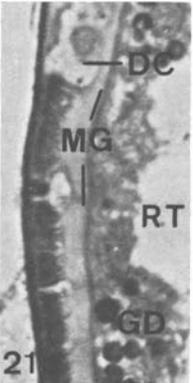
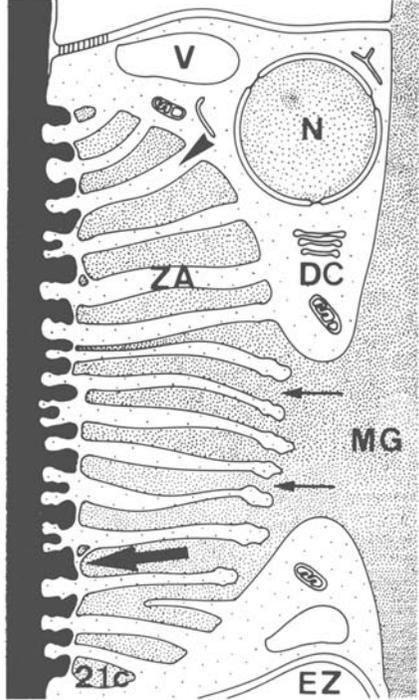
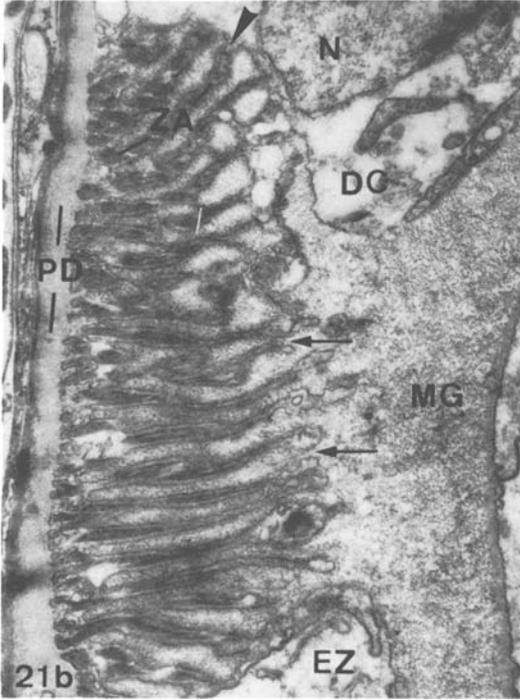
Desmocysten. Die Körperwand ist an bestimmten Stellen mit Hilfe von Desmocysten (DC in Abb. 2e) mit dem Periderm nietenförmig verknüpft. Diese Zellen (DC in Abb. 21a–c) sind mit der Mesogloea so stark verzahnt, daß letztere (MG in Abb. 21a) einen fast direkten Kontakt zum Periderm (PD in Abb. 21a) gewinnt. Da der Kelch in der Basis des Polypen mit dem Periderm verschmolzen ist, entsteht eine funktionelle Einheit zwischen allen drei azellulären Schichten.

Die Desmocysten bilden ca. 0,1 μm dünne Zellausläufer (\blacktriangleright in Abb. 21a und c), zwischen denen sich Mesogloeamaterial (\rightarrow in Abb. 21a und c) befindet. Durch diese Zellausläufer (ZA in Abb. 21d und e) ist die Zelle stark mit der Mesogloea (MG in Abb. 21d) verzahnt. Die freien, in die Mesogloea reichenden Enden sind erweitert und gelappt. Sie lassen zwischen sich nur einen schmalen Durchtritt (\rightarrow in Abb. 21e) offen, durch den die Mesogloea (MG in Abb. 21e) mit ihren Kollagenfibrillen zieht (KF in Abb. 21d und e). Am apikalen Pol reichen die Zellausläufer (X in Abb. 21e) bis in das fibrilläre Material der basalen Peridermlage hinein. Die Zellausläufer sind apikal flächig miteinander verbunden (\rightarrow in Abb. 21c und e), so daß kein direkter Kontakt zwischen Periderm und Mesogloea zustande kommt. Durch die Zellausläufer ziehen Filamente, die einen zentralen Stab (+ in Abb. 21d und e) bilden. Parallel zu den

Abb. 18. Längsschnitt durch den Scapus mit Periderm (PD) und Kelch (Ke); 1500 \times

Abb. 19a–e. Querschnitte durch das Periderm. a–c Außerhalb des Kelches. (a) Junges Periderm aus 2 Lagen (I und II); 23 000 \times . (b) Junges Periderm aus 3 Lagen (I–III); 55 000 \times . (c) Innere Schicht (III) mit Bänderung (Bä); 55 000 \times . (d–e) Innerhalb des Kelches. Periderm dick und dreischichtig (I–III). Bänderung (Bä) besteht aus hantelförmigen Strukturen (\rightarrow). d 60 000 \times . e 170 000 \times

Abb. 20. Querschnitte durch den Kelch. (a) Körperwand aus Gastrodermis (GD), Mesogloea (MG) und Epidermis (ED) mit Periderm (PD) und Kelch (Ke); 10 000 \times . (b) Kelch wie Periderm dreischichtig (I–III); 55 000 \times . (c) und (d) Basale Schicht des Kelches mit hoch geordneter Gitterstruktur (Gi) aus Haupt- (HS) und Querstreben (QS). Substrukturen mit Hantelform (\blacktriangleright). (c) 60 000 \times . (d) 170 000 \times . ED Epidermis; EZ Epithelzelle; GD Gastrodermis; MG Mesogloea; MV Mikrovillus; N Nukleus; RT Radialtasche; SV Sekretvesikel; V Vakuole



Stäben ausgerichtet liegen ferner Mikrotubuli (MT in Abb. 21d). Ebenfalls parallel verlaufen in der Mesogloea lange Kollagenfibrillen (KF in Abb. 21d und e). Es sind somit lebende Zellen (Desmocysten), die diese netzenförmigen Verknüpfungen bilden. Werden diese durch starke Kontraktion des Polypen vom Periderm abgerissen, so können die Desmocysten neue Verknüpfung bilden.

Stolo

Der Stolo verbindet die einzelnen Polypen einer Kolonie miteinander. Er stellt eine fast kreisrunde Röhre dar, die außen von einer Hülle aus organischem Material umgeben wird, die strukturell dem Kelch entspricht. Ein Gegenstück zum Periderm fehlt. Die Epidermis wird von hochprismatischen Epithelzellen gebildet, in deren Interstitien I-Zellen und Cnidoblasten liegen. Die für die Gastrodermis typischen Mesenterien sind im Stolo nicht mehr vorhanden. Schon im Scapus werden sie basalwärts immer kleiner und fehlen schließlich ganz. Ebenso ist keinerlei Muskulatur vorhanden.

Bei ungünstigen Umweltbedingungen kann *Cornularia cornucopiae* die Kolonie bis auf das Material in den Stolonen einschmelzen. Bessern sich die Bedingungen, so knospen aus den Stolonen wieder neue Polypen. Werden die Stolone verletzt, so stirbt die Kolonie ab.

DISKUSSION

Cornularia cornucopiae weicht nicht nur durch seine stoloniale Wuchsform und das Fehlen jeglicher Sklerite, sondern auch durch die Ausbildung des Muskelsystems und der Desmocysten sowie durch die Zusammensetzung der azellulären Schichten erheblich von der üblichen Morphologie der Anthozoa ab. An azellulären Lagen bildet *C. cornucopiae* die Mesogloea, das Periderm und den Kelch aus.

Die Mesogloea enthält wie bei allen Cnidariern (Hausman & Burnett, 1969; Bynum & Black, 1974; Franc et al., 1976) Kollagenfibrillen in einer hydrierten Matrix. Die Periodizität der Bänderung der Kollagenfibrillen beträgt 22 nm (Grimstone et al., 1958), die strukturell und mechanisch denen der Vertebrata ähneln (Gosline, 1971).

Kelch und Periderm sind gleich aufgebaut und bestehen aus jeweils drei Schichten. Sie besitzen keinerlei Ähnlichkeit mit dem ebenfalls dreischichtigen, chitinhalten Periderm der Hydrozoa (Chapman, 1966; Wilfert & Peters, 1969) oder Scyphozoa (Chapman & Werner, 1972; Werner, 1983), sondern entsprechen in ihrer Struktur der kollagenhaltigen Cuticula der Nematoden (Jenkins, 1969; Bairati et al., 1972; Dick & Wright, 1973; Koch, 1980; Leffers, 1981). Besonders auffällig ist dabei die strukturelle Übereinstimmung der basalen Lage, die eine Bänderung aufweist, deren Abstand bei Nematoden 20 nm (Koch, 1980), bei *Cornularia cornucopiae* 23 nm beträgt. Es handelt sich bei den Nematoden, den Anneliden (Garrone, 1978) und den Bryozoen (Krishnan & Sundara

Abb. 21a–e. Desmocysten (DC). a–c Längsschnitte. (a) Phasenkontrastmikroskopische Aufnahme; 1200 ×. (b) Elektronenmikroskopische Aufnahme; 15 000 ×. (c) Schematische Darstellung. (d) und (e) Verzahnungsbereich zwischen Zellausläufern (Za) und Mesogloezapfen (MG). (d) Querschnitt; 60 000 ×. (e) Längsschnitt; 50 000 ×. EZ Epithelzelle; GD Gastrodermis; KF Kollagenfibrille; MG Mesogloea; MT Mikrotubuli; N Nukleus; NZ Nährzelle; PD Periderm; RT Radialtasche; V Vakuole; ZA Zellausläufer; → apikale, flächige Verbindung der Zellausläufer; X kurzer, äußerer Höcker; + zentraler Stab

Rajulu, 1965) um massives Kollagen, das bei den Cnidariern bisher nur als Bestandteil der Kapselwand von Cnidocysten (Blanquet & Lenhoff, 1966) sowie im Axialskelett der Gorgonarie *Leptogorgia virgulata* (Goldberg, 1974; Laversee, 1980) und der Pennatularie *Veretillum cynomorium* (Franc et al., 1976) beschrieben wurde. Der biochemische Nachweis bzw. die Verdauung der fraglichen Strukturen durch Kollagenase stehen noch aus.

Mit dem Polypenkörper sind Kelch bzw. Periderm durch Desmocysten netzenförmig verbunden. Ähnliche Zelltypen treten bei den Hydrozoa (Mackie, 1960; Knight, 1970; Bouillon & Levi, 1971; Marcum & Diehl, 1978), den Scyphozoa (Chapman, 1969; Hentschel & Hündgen, 1980) und den Cubozoa (Chapman, 1978) auf. Marcum & Diehl (1978) unterscheiden bei den Hydrozoen drei Typen: lebende, sich entwickelnde Desmocysten, stoffwechsellinaktive, funktionstüchtige Desmocysten und abgestorbene Restdesmocysten. Bei *Cornularia cornucopiae* gibt es keinerlei Hinweise auf Einschränkung der Funktion oder gar des lebenden Zustandes von Desmocysten. Nur wenn sich der Polyp untypischerweise bis in die Basis zurückzieht und dabei die Haftstellen gelöst werden, degenerieren die Desmocysten und werden dann nach erneuter Expansion durch neue ersetzt.

Die Kontraktion des Polypen erfolgt mit Hilfe der Längsmuskulatur. Sie ist bei Anthozoen in der Regel auf der ventralen Seite der Mesenterien gelegen und als mächtiger Retraktormuskel oder Muskelfahne ausgebildet (Chun, 1889; Pax, 1913; Manuel, 1981). Bei *Cornularia cornucopiae* ist diese Längsmuskulatur jedoch so schwach ausgebildet, daß von einer Muskelfahne nicht die Rede sein kann. Die Längsmuskulatur beschränkt sich allerdings nicht auf die Mesenterien, sondern zieht bis in die Körperwand und unterbricht dort die zirkulär verlaufende Muskulatur, die dadurch in acht Untereinheiten gegliedert wird. Überraschenderweise hat die Muskulatur der dorsalen Seite des Mesenteriums nur im Bereich des Actinopharynx einen radiären Verlauf und ist weiter basalwärts – für Anthozoen völlig untypisch – ebenfalls als Längsmuskulatur ausgebildet.

Während die Funktion der Längsmuskulatur als Retraktor eindeutig ist, ist die der Zirkulär- und Radiärmuskulatur unklar, denn als Antagonist zur Längsmuskulatur fungiert das hydraulische Endoskelett. Der hierzu notwendige hydrostatische Druck wird von der Siphonoglyphe erzeugt. Ihre typischen, flagellentragenden "collar cells" (Batham, 1960; Lyons, 1973) erinnern an die Solenocyten der Anneliden (Hausmann, 1981) und erzeugen einen ständigen gastralwärts gerichteten Wasserstrom, durch den die Polypen regelrecht aufgepumpt werden. Innerhalb des Gastralraums findet die Siphonoglyphe funktionell ihre Fortsetzung in einem oder mehreren (Tardent, 1977) Mesenterialfilamenten.

Die Myofilamente werden zwar regelmäßig als dünne Aktin- bzw. dicke Myosinfilamente beschrieben (Lyons, 1973; Amerongen & Peteya, 1976), ein Nachweis erfolgte bisher jedoch nur bei der Actinie *Anthopleura japonica* (Maruyama, 1956).

ZITIERTE LITERATUR

- Abel, E., 1959. Zur Kenntnis der marinen Höhlenfauna unter besonderer Berücksichtigung der Anthozoa. – Publ. Staz. zool. Napoli 30, 1–94.
 Amerongen, M. N. & Peteya, D. J., 1976. The ultrastructure of the muscle system of *Stomphia*

- coccinea*. In: Coelenterate ecology and behavior. Ed. by G. O. Mackie. Plenum Press, New York, 541–547.
- Bairati, A., Petrucciolo, M. G. & Torri Tarelli, L., 1972. Submicroscopic structure of collagen fibrils. III. Periodic structure after fixation. – *J. submicrosc. Cytol.* **4**, 171–198.
- Batham, E. J., 1960. The fine structure of epithelium and mesogloea in a sea anemone. – *Q. Jl microsc. Sci.* **101**, 481–485.
- Blanquet, R. & Lenhoff, H. M., 1966. A disulfide-linked collagenous protein of nematocyst capsules. – *Science, N. Y.* **154**, 152–153.
- Bouillon, J. & Levi, C., 1971. Structure et ultrastructure des attaches hydranthes-hydrotheques chez les polyps Thecata. – *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* **121**, 218–231.
- Broch, H. J., 1935. Beobachtungen zu einigen adriatischen Seichtwasser-Anthozoen von Split. – *Biologia gen.* **11**, 1–14.
- Bynum, M. A. & Black, R. E., 1974. Ultrastructure of the mesogloea in strobilae of *Chrysaora quinquecirrha* (Scyphozoa). – *J. exp. Zool.* **187**, 323–334.
- Chapman, D. M., 1966. Evolution of the scyphistoma. In: The cnidaria and their evolution. Ed. by W. J. Rees. Acad. Press, New York, 51–75.
- Chapman, D. M., 1969. The nature of cnidarian desmocytes. – *Tissue Cell* **1**, 619–632.
- Chapman, D. M., 1978. Microanatomy of the cubopolyp *Tripedalia cystophora* (Class Cubozoa). – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **31**, 128–168.
- Chapman, D. M. & Werner, B., 1972. Structure of a solitary and a colonial species of *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) with observation on periderm repair. – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **23**, 393–421.
- Chun, C., 1889. Coelenterata. – *Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs* **2**, 1–336.
- Dick, T. A. & Wright, K. A., 1973. The ultrastructure of the cuticle of the nematode *Syphacia obvelata* (Rudolphi). – *Can. J. Zool.* **51**, 187–216.
- Franc, S., Franc, J. M. & Garrone, R., 1976. Fine structure and cellular origin of collagenous matrices in primitive animals: Porifera, Cnidaria and Ctenophora. In: *Frontiers of matrix biology*. Ed. by A. M. Robert & L. Robert. Karger, Basel, **3**, 143–156.
- Garrone, R., 1978. Phylogenesis of connective tissue. In: *Frontiers of matrix biology*. Ed. by A. M. Robert & L. Robert. Karger, Basel, **5**, 1–250.
- Goldberg, W. M., 1974. Evidence of a sclerotized collagen from the skeleton of a gorgonian coral. – *Comp. Biochem. Physiol.* **49B**, 525–529.
- Gosline, J. M., 1971. Connective tissue mechanics of *Metridium senile*. I. Structural and compositional aspects. – *J. exp. Biol.* **55**, 763–744.
- Grimstone, A. V., Horne, R. W., Pantin, C. F. & Robson, E. A., 1958. The fine structure of the mesenteries of the sea-anemone *Metridium senile*. – *Q. Jl microsc. Sci.* **99**, 523.
- Hausman, R. E. & Burnett, A. L., 1969. The mesogloea of *Hydra*. I. Physical and histochemical properties. – *J. exp. Zool.* **171**, 7–14.
- Hausmann, K., 1981. Zur Struktur der Solenocyten (Cyrtocyten) von *Anaitides mucosa* (Annelida, Polychaeta). – *Helgoländer Meeresunters.* **34**, 485–489.
- Hentschel, J. & Hündgen, M., 1980. Morphologie und Ultrastruktur des Scyphistoma *Aurelia aurita* (Scyphozoa, Semeaestomae). – *Zool. Jb. (Anat. Ontogenie Tiere)* **104**, 295–316.
- Hickson, S. J., 1931. Three species of Alcyonaria from the Gulf of Manaar. – *Bull. Madras Govt Mus. (Nat. Hist. Ser.)* **1**, 81.
- Jenkins, T., 1969. Electron microscope observations of the body wall of *Trichuris suis*, Schrank, 1788 (Nematoda: Trichuroidea). The cuticle and bacillary band. – *Z. Parasitenk.* **32**, 374–387.
- Knight, D., 1970. Sclerotization of the perisarc of the calyptoblastic hydroid *Laomedea flexuosa*. I. The identification and localisation of dopamine in the hydroid. – *Tissue Cell* **2**, 467–477.
- Koch, B., 1980. Zur Organveränderung der Larven des Nematoden *Strongyloides pappillosus* (Wedl 1856) während ihrer Entwicklung von freilebenden zu parasitischen Stadien anhand von elektronenmikroskopischen Studien. Diss., Univ. Bonn, 202 pp.
- Koch, G. von, 1891. Die Alcyonacea des Golfes von Neapel. – *Mitt. zool. Stn Neapel* **9**, 652–676.
- Krishnan, G. & Sundara Rajulu, G., 1965. Nature and composition of the cuticle of the ectoproct polyzoan *Scrupocellaria* b. – *Biol. Zbl.* **84**, 359–369.
- Lamarck, J. B. P. A. de, 1819. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Verdière, Paris, **2**, 1–568.

- Leffers, A., 1981. Zur Morphologie und Ultrastruktur von *Allantonema mirabile* L. (Nematoda, Tylenchida). Diss., Univ. Bonn, 113 pp.
- Leversee, G. L., 1980. Incorporation and distribution of labelled proline in collagenous and non-collagenous components of the gorgonian coral *Leptogorgia*. – *Comp. Biochem. Physiol.* **67B**, 488–503.
- Lyons, K. M., 1973. Collar cells in planula and adult tentacle ectoderm of the solitary coral *Balanophyllia regia* (Anthozoa, Eupsammiidae). – *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* **145**, 57–74.
- Mackie, G. O., 1960. Studies on *Physalia physalis* (L.). Part II. Behaviour and histology. – *Discovery Rep.* **30**, 301–408.
- Manuel, R. L., 1979. Some new records of Anthozoa from British waters. – *J. mar. biol. Ass. U. K.* **59**, 393–397.
- Manuel, R. L., 1981. *British Anthozoa*. Acad. Press, New York, 241 pp.
- Marcum, B. A. & Diehl, F. A., 1978. Anchoring cells (Desmococytes) in the hydrozoan polyp *Cordylophora*. – *Tissue Cell* **10**, 113–124.
- Maruyama, K., 1956. Interaction of the contractile protein from a sea-anemone with adenosine nucleotides. – *Scient. Pap. Coll. gen. Educ. Tokyo* **6**, 95.
- Pax, F., 1913. Die Aktinien. – *Ergebn. Fortschr. Zool.* **4**, 22–642.
- Pax, F. & Müller, I., 1955. Gli Antozoi del Golfo di Trieste. – *Atti Mus. civ. Stor. nat. Trieste* **20**, 49–102.
- Pax, F. & Müller, I., 1962. Die Anthozoenfauna der Adria. – *Fauna Flora adriat.*, Split **3**, 1–343.
- Riedl, R., 1966. *Biologie der Meereshöhlen*. Parey, Hamburg, 636 pp.
- Riedl, R., 1970. *Fauna und Flora der Adria*. Parey, Hamburg, 702 pp.
- Schmidt, H., 1972. Binomische Studien an mediterranen Anthozoen: Die Anthozoenfauna des Strombolicchio (Äolische Inseln). – *Mar. Biol.* **15**, 265–278.
- Schmidt, H., 1981. Die Cnidogenese der Octocorallia (Anthozoa, Cnidaria): I. Sekretion und Differenzierung von Kapsel und Schlauch. – *Helgoländer Meeresunters.* **34**, 463–484.
- Tardent, P., 1977. Coelenterata, Cnidaria. In: *Morphogenese der Tiere*. Ed. by F. Seidel. Fischer, Stuttgart, **1**, 69–415.
- Tixier-Durivault, A. & d'Hondt, M. J., 1975. Les Octocoralliaires de la campagne Biacores. – *Bull. Mus. natn. Hist. nat. (Ser. 3)* **256**, 1361–1433.
- Weinberg, S., 1978. Revision of the common Octocorallia of the Mediterranean circalittoral. 3. Stolonifera. – *Beaufortia* **27**, 139–176.
- Werner, B., 1983. Weitere Untersuchungen zur Morphologie, Verbreitung und Ökologie von *Stephanoscyphus planulophorus* (Scyphozoa, Coronata). – *Helgoländer Meeresunters.* **36**, 119–135.
- Wilfert, M. & Peters, W., 1969. Vorkommen von Chitin bei Coelenteraten. – *Z. Morph. Tiere* **64**, 77–84.