

Über die Kleptokniden von *Microstomum lineare* (Müll.).

Von Dr. Josef Meixner, Graz, Zoolog. Institut der Universität.

(Mit 5 Abbildungen.)

I. Seit Martin (1908, 1914) und Kepner (1911) nachgewiesen hatten, daß die Nesselkapseln dieses rhabdocoelen Turbellars „are derived from *Hydra* upon which *Microstoma* feeds“, scheint dieser Wurm als „der schlimmste Feind der Hydren“ (Schulze 1922 c S. 21, Wilhelmi 1915 S. 478 u. a.) zu gelten.

Gewiß zählt er zu den wenigen Tieren, die Hydren fressen; doch habe ich *Hydra vulgaris* Pallas und *Pelmatohydra oligactis* Pallas wiederholt zusammen mit *Microstomum* unter für beide günstigen Ernährungsverhältnissen viele Monate hindurch in wenig geräumigen Aquarien gezüchtet, ohne ernstliche Schädigungen der Hydren wahrzunehmen. Traten solche ein, so waren andere Ursachen maßgebend, so in erster Linie Mangel an anderer für die Microstomen geeigneter Nahrung oder durch Nahrungsmangel herbeigeführte Depressionen der Hydren, endlich die Anwesenheit der als Hydrafeinde bekannten Limnaeen, deren Abfallsprodukte allein schon die Hydren in Depressionszustand versetzen können. * In einem Falle gingen bei intensiver ungeschlechtlicher Vermehrung der Hydren (*H. vulgaris*), die mit Daphnien gefüttert wurden, die Microstomen nach einer kurzen weiblichen Geschlechtsperiode (im Oktober 1922) zugrunde; da in Zuchten mit der Eiablage ein Absterben der Individuen nicht verbunden zu sein pflegt (Sekera 1917), könnte als Erklärung einerseits Wagners (1890 S. 420) und meine Erfahrung dienen, daß Daphnienfutter sich für die Züchtung der Microstomen nicht eignet, anderseits *Hydra*-Nahrung ihnen ebenfalls auf die Dauer nicht genügt. — Tatsächlich führte ausschließliche Fütterung mit kleinen (deprimierten) oder zerschnittenen (zerquetschten) Hydren, die insbesondere in den ersten Tagen eifrig gefressen wurden, alsbald zur Herabsetzung und schließlich zur Sistierung der ungeschlechtlichen Vermehrung. Die Microstomen, deren Größe bedeutend abgenommen hatte, wiesen dann unter dem Deckepithel bisweilen eine große Zahl gespeicherter Nesselkapseln (*Penetrantes* und einzelne *Glutinantes*) auf.

Hingegen werden Tubificiden, Lumbriculiden und Naididen, weiters *Asellus* insbesondere in zerschnittenem Zustande stets gerne aufgenommen (Schmidt 1848 S. 57, Kepner 1911, Sekera 1917) und gewährleistet solches Futter hohe Teilungsintensität.

In einem mit *Pelmatohydra oligactis* dicht besetztem Aquarium machten die Microstomen vor allem auf kleine Crustaceen, wie z. B. *Chydorus sphaericus* O. F. Müller und kleine Ostracoden, weiters auf junge *Asellus aquaticus* Jagd, die die Wände bevölkerten. Solange diese Nahrung in ausreichender Menge vorhanden war, kam es nur gelegentlich zu Angriffen auf Hydren, deren Tentakel (namentlich an Knospen) abgefressen wurden. Doch wurden die verlorenen Teile binnen weniger Tage regeneriert; die Schädigung war, selbst bei Verlust aller Tentakel vorübergehend. Durch gleichzeitige Fütterung der Hydren mit Daphnien und *Cyclops*, der Microstomen mit zerschnittenen Tubificiden, gediehen beide nebeneinander vortrefflich. Die schließlich nach vielen Hunderten zählenden Microstomen sammelten sich gewöhnlich bald nach der Fütterung in der den Boden der Aquarien bedeckenden dünnen Schlammschicht und ließen die Hydren Tage hindurch unbelästigt. Auch die von diesen in Form wurstförmiger „Gewölle“ entleerten Crustaceenreste wurden von den Turbellarien untersucht und, insoweit sie noch Weichteile enthielten, aufgenommen.

Im Darm der Microstomen findet man nicht selten größere Crustaceen (z. B. *Cyclops*) mit im Panzer haftenden (entladenen) Penetranten; Versuche ergaben, daß es sich da nicht um von den Microstomen zwecks Beutefanges zur Entladung gebrachte Kleptokniden handelt, sondern um von den Hydren „angeschossene“, jedoch entkommene Tiere, die den Microstomen zur Beute gefallen waren.

Als Schlammbewohner (Steinmann-Bresslau 1913, p. 320) scheinen sich die sehr gefräßigen Microstomen demnach mit Vorliebe von frischen Tierleichen (Blut) zu nähren; flüchtige größere Tiere, wie *Daphnia*, *Cyclops*, *Diaptomus*, entgehen ihnen in der Regel; Organismen des Schlammes wie Rotatorien, Protozoen (z. B. Arcellen, Infusorien), Algen etc., gelangen nebenbei in ihren Darm und genügen auch bei völligem Mangel anderer Nahrung zu kümmerlichem Leben.

Trat in den Aquarien für die Turbellarien Nahrungsmangel ein, dann erschienen sie in gewaltigen Mengen an den Wänden. Häufig sah man nun, daß 2—3 Microstomen, wie es schien, gemeinsam eine der großen, oft mehrere Knospen tragenden Hydren angriffen: Mit den Haftpapillen des Schwänzchens an der Wand verankert, den Körper erhoben, erfassen sie mit weitgeöffnetem Schlunde die Tentakeln (gewöhnlich an der Spitze), selten das Mauerblatt¹⁾, wobei eine mazerierende Wirkung des Pharynxdrüsensekretes deutlich in Erscheinung tritt. Die gleichzeitig einsetzenden Schluckbewegungen werden bei allfälligem, durch plötzliche Tentakelkontraktion verursachten Losgerissenwerden von der Gefäßwand nicht unterbrochen. Bis 20 und mehr z. T. bereits in der Nähe befindliche, z. T. erst sich allmählich versammelnde Microstomen sehen wir endlich an der Bewältigung der *Hydra* beteiligt, die meist vollständig samt Fußscheibe verschlungen wird. — Zuweilen scheinen in den Armen der *Hydra* gefangene Beuteobjekte Anlaß zu solchen Massenangriffen zu geben²⁾, insbesondere, wenn nur die Hydren gefüttert wurden. Angriffe auf die lang herabhängenden Tentakeln der an der Unterseite schwimmender Wasserlinsen sitzenden Hydren (*P. oligactis*) bzw. Verletzungen an ihnen, habe ich niemals bemerkt, obwohl die bis 7 mm langen *Microstomum*-Ketten langsam senkrecht aufwärts zu schwimmen vermögen. In solcher Haltung verharren sie auch bisweilen in großer Zahl stundenlang in ungleicher Höhe unter geringen Bewegungen, nicht etwa mittels Schleimfäden am Wasserhäutchen hängend; was sie zu diesem Benehmen veranlaßt, vermag ich derzeit nicht anzugeben; es erfolgte auch in *Hydra*-freien Zuchten und, wie es scheint, stets bei Nahrungsmangel. Ähnlich verhält sich *Stenostomum leucops* (Ant. Dug.) und es ist möglich, daß für das zeitweise plankton-

1) Nach Martin (1908, S. 267), der kleine („small“) Hydren verwendete, richten sich die Angriffe gegen die unteren Körperteile.

2) Auch Wilhelmi (1915) beobachtete einmal das Abnehmen einer in den *Hydra*-Tentakeln gefangenen *Daphnie* durch eine Planarie.

tische Leben dieser Würmer gleiche Beweggründe, vielleicht gesteigertes Sauerstoffbedürfnis, maßgebend sind.

Über das Verhalten der Hydren und Microstomen zueinander sei noch folgendes bemerkt: Stößt ein *Microstomum* an einen *Hydra*-Tentakel, so kontrahieren sich beide; die zur Entladung gekommenen Kniden (Glutinanten und auch Penetranten) der *Hydra* wirken niemals tödlich, wie Martin annimmt, sie rufen höchstens die Bildung kleiner Blasen im Epithel hervor. Meist setzt das *Microstomum* seinen Weg in einer anderen Richtung fort. Kommt es aber zu einem Angriff, dann schwindet ebenfalls allmählich der Kontraktionszustand der *Hydra*; sie scheint oft in einen starre-ähnlichen Zustand zu geraten. Wird der Tentakel einer Knospe verschluckt, so tritt meist erst bei Erreichen von deren Mundkegel die Kontraktion des Muttertieres ein.

Bei Fütterung mit zerquetschten Hydren und Tubificiden wird von Microstomen, die ein reifes Primärzooïd besitzen, im Augenblicke des Zugreifens des vorderen Schlundes auch der des Zooïds vorgestreckt und mächtig erweitert; kam er (bezw. brachte man ihn) mit der Beute in Kontakt, so griff er ebenfalls zu und pumpte rhythmisch, aber nicht gleichzeitig mit dem des Muttertieres Nahrung ein. War der Darmmund noch verschlossen, so blieb es bei den Schluckversuchen. Diese Beobachtung erscheint als Ausnahme von der Regel, daß die „Nahrungsaufnahme“, „wie weit auch der Stock entwickelt sein mag, ausschließlich von der Stammutter vollzogen“ wird (Wagner 1889, S. 193).

Daß unter normalen (natürlichen) Ernährungsverhältnissen im Darm von *Microstomum* nur sehr selten frisch aufgenommenes *Hydra*-Gewebe angetroffen werden kann, — die Entdeckung, daß die Nesselkapseln aus gefressenen Hydren stammen, wäre sonst wohl früher erfolgt —, spricht dafür, daß der Fraß an Hydren ein nur gelegentlicher ist; für die Tatsache, daß in einem von Hydren bewohnten Gewässer trotzdem wohl sämtliche Individuen in ihrem Mesenchym Kniden, und zwar in sehr wechselnder Zahl, enthalten, werden wir im folgenden eine genügende Erklärung finden.

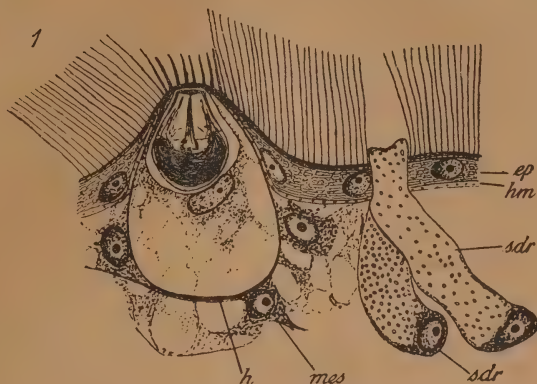
II. Nach Martin und Kepner finden nach Zerstörung des Coelenteratengewebes die Nesselkapseln unbeschadet ihrer Entladungsfähigkeit in dem fremden Organismus — unter dem Deckepithel des *Microstomum* —, den Entladungspol nach außen gerichtet, eine anscheinend zweckdienliche Aufstellung (Kühn 1916, S. 535) und können wenigstens zur Verteidigung verwendet werden (Kepner 1911 b, Steinmann-Bresslau l. c., S. 213).

Hinsichtlich der Frage, wie die Nesselkapseln vom Darmlumen bis zum Aufstellungsort gelangen, sind Martin und Kepner zu verschiedenen Ergebnissen gekommen: Nach Martin (1908 p. 266) werden die unverdaulichen Kniden von den phagocytären Darmzellen aufgenommen; jenseits der Darmwand findet man sie im Mesenchym manchmal frei, gewöhnlich aber umhüllt von 3—4 kleinen Zellen,

wahrscheinlich mesenchymatösen Phagocyten, möglicherweise jedoch ausgewanderten Darmzellen. Unter dem Körperepithel werden sie meist einzeln, manchmal bis zu 3 oder 4 von verschiedener Sorte, in eine Vakuole eingeschlossen, deren dünne, feste Wand von etwa 6 Zellen gebildet wird. Kepner (1911, S. 276) hingegen behauptet:

Abb. 1. Enzystierte kleine Penetrante von *H. vulgaris*, etwa 1680 mal vergr.

ep, Deckepithel; h, Cysten-
hülle; hm, Hautmuskelschlauch; mes, Mesenchymzellen; sdr, Schleimdrüse.



„The ingested nematocysts are delivered to the mesoderm by the endoderm of the flatworm. Within the mesoderm an amoeboid cell takes charge of each nematocyst and as it is transported to the surface orients it . . .“; und zwar scheint diese „cnidsphage“ in jene die Knide umgebende Vakuole einzuwandern, so daß (l. c. p. 272) „the vacuoles“ in all cases are filled by a cell, when the nematocysts come to lie near the ectoderm“.

An dem ständigen Vorhandensein dieser in der „Vakuole“ mit eingeschlossenen Zelle ist nicht zu zweifeln: Am lebenden Tiere sowohl, wie an den Schnittpräparaten (Abb. 1 u. 2) sind von ihrem Plasma-



Abb. 2. Enzystierte streptoline Glutinante von *H. vulgaris*. Vergr. u. Bezeichg. wie in Abb. 1.

leib allerdings meist nur körnig-faserige, schwach färbbare Reste insbesondere in der Umgebung der Knide sichtbar, der Kern aber tritt stets markant hervor; er liegt in der Regel dem Fußpole der Knide (Penetrante oder Glutinante) axial oder seitlich an. Seine an Schnitten häufig bemerkbare Lostrennung ist oft ein Kunstprodukt. Die Gestalt des Kernes ist eine rundliche, oft schwach abgeplattete; an der der Knide anliegenden Seite besitzt er gewöhnlich eine Einbuchtung, die in der Seitenansicht (namentlich an mittleren Sagittalschnitten durch das Turbellar) deutlich erkennbar ist. Das cytologische Bild des Kernes wechselt zwischen zwei Extremen: Entweder sind im Plasma Chromatinbröckchen in verschiedener Größe und Zahl und ein

in einer Vakuole gelegener kleiner Nucleolus vorhanden oder es lassen sich an dem fast kugeligen, merklich vergrößerten Kern kaum Einlagerungen erkennen; mit Hämatoxylin erhält man eine schwache, fast gleichmäßig blaue Färbung, sein Lichtbrechungsvermögen ist erhöht, seine Umgrenzung erscheint weniger scharf, der Nucleolus ist verschwunden; in diesem Falle ist das Cytoplasma stark reduziert. Hiedurch, sowie durch die meist bedeutendere Größe (6,5—7,5 μ im Durchmesser) unterscheiden sich diese Kerne von jenen der Gewebe des *Microstomum*; gerade die Kerne der Mesenchym- und Darmzellen zeichnen sich zumeist durch einen sehr großen, in einer großen Vakuole eingebetteten Nucleolus aus. — Ein Vergleich an Martins Abb. 4 (1908) und Kepners Abbildungen (1911) zeigt diese Unterschiede auf das klarste.

Entgegen Kepner sei betont, daß ein solcher Nucleolus sowohl den plasmaarmen (spezifischen) Mesenchymzellen wie den plasmareichen „Stammzellen“ (Keller), Kepners „Amoebocyten“, zukommt; letztere „nehmen“ wenigstens z. T. — ich pflichte hierin Hofsten (1907, S. 398) bei — „an dem Aufbau des allgemeinen Gerüstwerkes teil“; sie bilden auch die von Martin beschriebene feste Wand der Vakuole.

Die Übereinstimmung der innerhalb dieser „Vakuolen“ die Kniden umschließenden Zellen mit den *Hydra*-Knidoblasten vor allem bezüglich der Lage, Form, Größe und auch Struktur des Kernes legte den Gedanken nahe, daß die ganzen Knidoblaste der *Hydra* unter das Epithel des *Microstomum* verlagert und daselbst enzystiert worden seien.

Schon im Quetschpräparat gelingt es, bei *Microstomum* wie bei *Hydra*, durch plötzlichen leichten Druck auf das Deckglas nicht entladene und entladene Kniden mit den Knidoblasten zu isolieren (Graff 1882, S. 50 tab. XV fig. 5 no, Kepner 1911 a, S. 268 u. 272) und übereinstimmende Bilder zu erhalten. Graff hielt diese Zellen entsprechend seiner damaligen Ansicht von der autochthonen Entstehung der Nematocysten von *Microstomum* für Drüsenzellen dieses Wurmes (vgl. Graff 1904—08, S. 2040).

Der an Schnitten geführte Nachweis der Knidoblasten im Darmepithel und Mesenchym macht, wie im folgenden gezeigt wird, das Erhaltenbleiben ihrer Lebensfunktionen für die erste Zeit des Aufenthaltes innerhalb des fremden Organismus wahrscheinlich und liefert eine Erklärung für die von Martin und Kepner erfolglos diskutierten Fragen, weshalb und auf welche Weise die Kniden unter dem Deckepithel des *Microstomum* mit dem Entladungspol nach außen, also wie im Ectoblast der Hydren orientiert, aufgestellt werden. Mit Kepner und gegen Martin sei bemerkt, daß nicht nur Penetranten, sondern auch Glutinanten in genau orientierter Lage anzutreffen sind (Abb. 2).

Beide Forscher betonen nun ausdrücklich: „the absence of cnidoblasts about the nematocysts when found within the endoderm and

deeper mesoderm of *Microstoma*"; sie sollen hier frei in Vakuolen liegen (Kepner 1911 a, S. 274 u. 271; Martin 1914, S. 261). Kepner lehnt selbst die Möglichkeit, daß „the cnidoblasts after having carried the nematocysts into the endoderm have died“, ab und meint, daß letztere „have found their way into the endodermal cells through the selective action of the latter“; das Orientierungsvermögen wird den Amöbocyten, bzw. speziell den Knidophagen des *Microstomum* zugeschrieben.

Zunächst ist festzustellen, daß das Zahlenverhältnis der Kniden-sorten, wie es z. B. in den Nesselbatterien (Epithelmuskelzellen) der *Hydra*-Tentakeln besteht, unter dem Integument der Microstomen regelmäßig eine Änderung zugunsten der Penetranten erfährt. Für *Hydra vulgaris*, deren Batterien groß sind, beträgt das Verhältnis der Penetrantes : Volventes : Glutinantes etwa 1—2 : 10—24 : 2—6, für *Pelmatohydra oligactis*, die kleinere, aber etwas dichter gestellte Batterien besitzt, etwa 1—3 : 2—6 : 2—5 (vgl. Töppe 1910, S. 222). Füttert man nun nesselkapselfreie Microstomen teils mit zerschnittenen *H. vulgaris*, teils mit *P. oligactis*, so waren nach einigen Tagen oder Wochen, während welcher ausschließlich andere Nahrung (z. B. *Tubifex*) verabfolgt wurde, bei den Angehörigen der ersten Gruppe einige bis ziemlich zahlreiche Penetranten beider der *H. vulgaris* eigenen Größensorten, weiters oft einige (gewöhnlich streptoline) Glutinantensorten, bei jenen der zweiten Gruppe meist eine große Anzahl Penetranten und ganz vereinzelt eine (streptoline) Glutinante innerhalb der subepithelialen „Vakuolen“ in orientierter Lage konstatierbar. Orientierte Volventen vermißte ich stets. Doch traf ich ab und zu, in manchen Exemplaren sogar nicht selten, neben der funktionsfähigen Penetrante (samt Zelle bzw. Kern) eine oder mehrere Volventen, oder eine zweite Penetrante oder eine Glutinante von der „Vakuolenwand“ umschlossen (s. o. Martin!); diesen Kapseln zugehörige Zellen bzw. Kerne waren nicht aufzufinden, sie selbst waren meist mehr oder minder stark kollabiert (schon im Quetschpräparate!) und von ihrem Inhalt dann nichts weiter erkennbar als in der Penetrante Reste der Stilette und des Dornenstücks. Ganz ausnahmsweise enthielt eine „Vakuole“ zwei intakte, orientierte Penetranten mit ihren Zellresten (Kernen).

Wie eine Durchsicht der Literatur ergab, haben v. Siebold (1848, S. 56), v. Graff (1882, S. 50), Hallez (1897, S. 149), Sabussow (1894, S. 19) und, wahrscheinlich auch M. S. Schultze (1849, S. 289) nur Penetranten, Leydig (1859 S. 119), Fuhrmann (1894 S. 229, tab. X fig. 4 u. 5) und Kepner (1911 a, S. 274) Penetranten und — in geringer Zahl — Glutinantensorten gesehen; Martin (1908, S. 266, tab. XIV, fig. 1 u. 2), der außer diesen auch Volventen beobachtet hat, sagt speziell bezüglich deren Orientierung nichts.

Kepner erkennt angesichts der Tatsache, daß andere feste Nahrungskörper (z. B. Oligochaetenborsten) von den Darmzellen nicht phagozytiert oder gar ins Mesenchym durchgelassen werden, der

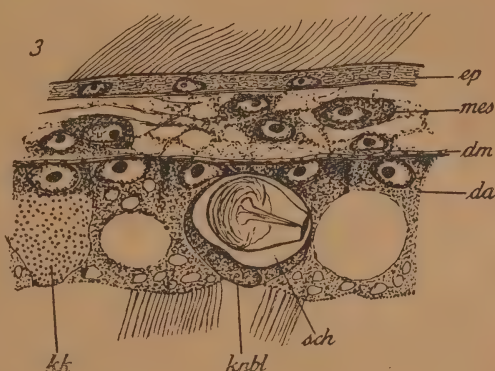
Darmwand eine „selectiv function“ zu und zieht die Amoebe in Vergleich, die „between food and non-food“ zu unterscheiden vermag: Es wird daher auch darüber zu entscheiden sein, ob jene Umkehrung des Zahlenverhältnisses der Kniden etwa durch ein derartiges Wahlvermögen bedingt ist, was für die Microstomen ja im Hinblick auf die besonders kräftige Wirksamkeit der Penetranten vorteilhaft erscheinen könnte.

Füttert man nesselkapselfreie Microstomen mit *Hydra*, so findet man etwa $\frac{1}{4}$ bis 1 Stunde nach dem Fraße im Darmepithel nicht-explodierte Kapseln aller Sorten in einem Zahlenverhältnis, das jenem des verschluckten Körperteiles ungefähr entspricht³⁾. Im Darmlumen liegen ferner außer unentladenen Kniden aller Sorten auch entladene Penetranten und Glutinantien, die schon anlässlich des Angriffes zur Explosion gekommen und mitverschluckt worden waren; jedoch scheinen sie (wie z. B. Oligochaetenborsten) niemals ins Darmepithel zu gelangen; am lebenden Tiere sieht man sie häufig — zu Ballen vereinigt — im flimmernden Darmlumen rotieren. — Die Verdauung eines Teiles der Knidoblaste nicht explodierter Kniden findet sicher bereits hier, also extraplasmatisch, statt; ein ebenfalls nicht geringer Teil wird im Darmepithel (intraplasmatisch) verdaut und zwar alle Knidoblaste von Volventen, die Hauptmasse jener der Glutinantien und nicht wenige von Penetranten; ihre Kerne sind noch längere Zeit hindurch als im Darmepithel verstreute, schwach cyanophile, ziemlich homogene Körper nachweisbar. Auch ein Teil der Kniden selbst, so vor allem die Volventen, wird wahrscheinlich resorbiert, ein Teil aber scheint später wieder ins Darmlumen ausgestoßen zu werden und gelangt per os zur Entleerung; einzeln oder in kleinen Gruppen geraten sie manchmal auch ins Mesenchym. Viele dieser Kniden tragen Spuren der Einwirkung der Verdauung und erscheinen bei Erhaltenbleiben der äußeren Gestalt oft förmlich „skelettirt“, was vielleicht dafür spricht, daß die Kapselsubstanz ein Albuminoid und nicht Chitin ist (Ewald): Jene den Scheitel der Knide umgebende „gürtelförmige Verdünnung“ der Wand hebt sich alsbald klar ab; nach Schulzes Untersuchungen (1922 b, S. 396) dürfte hier die Wand für die Verdauungssäfte wie für die Fixierungsmittel durchlässig geworden sein, so daß solche Kniden an Schnitten in völlig ungeschrumpftem Zustande im Plasma des Darmepithels eingebettet sind. Kapselsekret und Nesseladen unterliegen zuerst der Resorption, sodann Halsstück und Dornenstück; an Stelle des Deckels sieht man eine wellige Lamelle. Öfters — und da hat es sich augenscheinlich um junge Bildungsstadien gehandelt — sind nur mehr die Kapselwand und die Stilette erhalten, die frei innerhalb jener (oder herausgefallen in ihrer Nähe) liegen.

3) Die flimmernden, mit einem aus Körnchen bestehenden Kutikularsaum versehenen Darmzellen des *Microstomum* scheinen nach Westblad (1923, S. 91) nicht die Fähigkeit zu besitzen, feste Nahrungskörper — ausgenommen Nesselkapseln — aufzunehmen.

Um mehrere der im Darmepithel liegenden Penetranten und Glutinanten ist der Knidoblast deutlich erkennbar (Fig. 3 *knbl*). Gewöhnlich erscheint an den Schnitten die geschrumpfte Knide von ihm stark abgehoben (*sch*), wie man es in gleicher Weise an nicht genügend langsam vorbehandelten *Hydra*-Präparaten wahrnehmen kann. Gleiche Bilder bieten solche ins Mesenchym übergetretene Nesselzellen. Jene von Martin und Kepner beschrieben, im Bereiche des Darmepithels und des tieferen Mesenchyms die Kniden umgebenden „Vakuolen“ können nur auf derartige Schrumpfungsräume (*sch*) bezogen werden, die auch, wie aus den Abbildungen dieser Forscher ersichtlich ist, stets ganz bedeutend kleiner sind als die subepithelialen „Vakuolen“. In jenen suchte Kepner begreiflicherweise vergeblich nach Knidoblasten (deren Kernen) und kam daher zur oben zitierten Behauptung von deren ständigem Fehlen.

Abb. 3. Penetrante von *P. oligactis* im Darmepithel; *da*, Darmepithel; *dm*, Darmmuscularis; *kk*, Körnerkolben; *knbl*, Knidoblast; *sch*, Schrumpfsraum; übrige Bezeichg. und Vergr. wie in Abb. 1.



Vom Baue der Knidoblaste nehmen wir eine die Knide (bezw. Schrumpfszone) umgebende Schichte dichteren Plasmas, das Periknidium, weiters den gebogenen oder eingedellten Kern mit seinem kleinen Nucleolus wahr.

Da arbeitende Darmzellen an Schnitten keine deutlichen Abgrenzungen voneinander erkennen lassen, ist meist nicht zu entscheiden, ob die Knidoblaste intra- oder interzellulär liegen; Bilder wie die in den Abb. 3 und 4 wiedergegebenen, machen letzteres wahrscheinlich und zeigen, wie innig die Knidoblaste von den Darmzellen umschlossen werden. Ein Vergleich mit den Darstellungen Hadzis über die aus der Gastralhöhle in das Tentakektoderm gerichtete Nesselzellwanderung im Hydrozoenkörper (Kühn 1916, S. 515 ff. und fig. 123) läßt auf ähnliche Vorgänge im Körper des *Microstomum* schließen, die sich relativ rasch abspielen müssen, da schon etwa eine Stunde nach dem Fraße Nesselzellen im Mesenchym konstatiert werden.

Bei Fütterung mit Teilen des Mauerblattes erhält man oft starke „Infektion“ mit orientierten Penetranten (und Glutinanten), nach dem Fraße von Tentakelspitzen ist sie (meist) eine geringe. Die im

Hydra-Ektoderm bereits zur Aufstellung gelangten, der Stützlamelle mittels eines mehr oder minder langen (Volventes und Glutinantes) oder sehr kurzen (Penetrantes) Stieles⁴⁾ aufsitzenden, völlig differenzierten Nesselzellen dürften schon während des Angriffes mechanischen und chemischen Verletzungen (Pharynxdrüsensekret) weit mehr ausgesetzt sein als die im basalen Ektoderm und in der Gastralhöhle befindlichen Wanderknidoblaste und kommen wenigstens z. T. zur Ent-

ladung. Noch ein anderes, später zu erörterndes Moment spricht dafür, daß vor allem Wanderstadien befähigt sind, das Darmepithel des *Microstomum* zu passieren, abgesehen davon, daß ihnen bereits eine gewisse Widerstandsfähigkeit gegen Verdauungsfermente eigen ist (Schulze 1922 b, S. 389). Gegenüber den Darmfermenten von *Microstomum* ist diese Resistenz je nach den Sorten der Nesselzellen verschieden stark und kommt in



Abb. 4. Penetrante von *P. oligactis* im Momente ihres Übertretens ins Mesenchym. Vergr. u. Bezeichg. wie in Abb. 1 u. 3.



Abb. 5. Orientierte kleine Penetrante von *H. vulgaris* vor der Enzystierung. Vergr. u. Bezeichg. wie in Abb. 1 u. 3.

erster Linie den Penetrantes zu, woraus sich die Umkehrung des Zahlenverhältnisses erklärt.

Ein Teil der unorientiert im Mesenchym liegenden Nesselzellen (Penetrantes) weist starke Degenerationserscheinungen vor allem am Kerne auf: Er ist wesentlich vergrößert, sein Plasma fast homogen, ziemlich stark lichtbrechend und schwach cyanophil (ganz ähnlich wie in alten Cysten; siehe später!). Es scheint weiters zur Lostrennung des Knidoblasten (bezw. des Kernes) von der Kapsel zu kommen, so daß diese schließlich isoliert liegt bzw. von einigen plasmareichen Mesenchymzellen umgeben wird. An den fixierten Präparaten haben sich letztere von der Knide oft stark abgehoben und wir erhalten ein

4) Bei *H. attenuata* Pallas kann man nach Schulze (1922 b, S. 408) „von einem Stiele“ „kaum reden“; bei *Pelmatohydra oligactis* habe ich einen sehr kurzen Stiel mit axialer Faser mehrmals gesehen.

Bild ähnlich jenem, das Kepner (1911 a, tab. I fig. 6) als Stütze für seine Annahme reproduziert, daß je eine Amöbocyte (mit Pseudopodien) in die „Vakuole“ einwandert; davon kann keine Rede sein. Zu einer Aufstellung solcher Kapseln kommt es niemals; ihre Knidoblaste gehen augenscheinlich vorzeitig zugrunde.

Mehrere Stunden nach dem Fraße finden wir intakte Nesselzellen knapp unter dem Integument; erst allmählich stellen sie sich mit ihrer Längsachse normal zur Körperoberfläche, den Entladungspol nach außen gerichtet, ein und wölben dabei das Integument oft leicht empor (Abb. 5). Innerhalb von 1—3 Tagen kommen um diese körperfremden Zellen gewaltige Cysten zur Ausbildung, die das Deckepithel häufig in hohe Buckel erheben. In dem in Abb. 1 abgebildeten Falle hat die Penetrante eine Länge von etwa $10\ \mu$, der Durchmesser der Cyste, die im Schwänzchen liegt, beträgt ungefähr $22\ \mu$, wobei zu berücksichtigen ist, daß die Knide bei der Fixierung einen Volumrückgang (um etwa $3\text{—}4\ \mu$ Länge) erlitten hat (Schulze 1922, S. 424), der an lange enzystierten Kniden bei der Konservierung zu erfolgen pflegt, und daß die Cystenhülle etwas geschrumpft sein dürfte. Bei den großen ($20\text{—}21\ \mu$ langen) Penetranten von *H. vulgaris* erscheinen die Cysten jedoch nicht in gleichem Verhältnis vergrößert; zwischen Darm- und Körperwand sind sie weiters auf etwas über Penetranten- bzw. Glutinantlänge zusammengedrückt (vgl. Martin 1908, Fig. 4).

Der augenscheinlich stark degenerierte (aufgequollene) Knidoblast ist gegen das Mesenchym durch eine feste, proximal verdickte, lamellose Hülle (*h*) scharf abgegrenzt; einige plasmareiche Mesenchymzellen, die mittelst Fortsätze mit der Hülle verbunden sind oder ihr direkt anliegen, scheinen sie gebildet zu haben (Martin 1908, Fig. 9 u. 12; Kepner 1911 a, tab. II). Über dem Entladungspol der Knide ist das Deckepithel, dessen normale Höhe zwischen $2,4\text{—}3,6\ \mu$ schwankt, zu einer kaum $1\ \mu$ dicken, kernlosen Lamelle verdünnt bzw. unter Seitwärtsdrängung der Kerne ausgezogen, die homogen und ziemlich stark lichtbrechend ist und sich wie eine Cuticula in Eisenhämatoxylin schwärzt; die Cilien sind gegenüber jenen, etwa $15\ \mu$ langen, des normalen Epithels stark (auf $5\text{—}6\ \mu$ Länge) verkürzt und merklich verdickt, am Scheitel bisweilen noch mehr geschwunden; sie stehen in etwas größeren Abständen voneinander entfernt und haben ihre Schlagfähigkeit eingebüßt. Starr abstehend überkreuzen sie die in der Ruhelage nach vorn gerichteten normalen Cilien (Abb. 2). Eine ähnliche Reduktion erleiden die Tastgeißeln, die in den Epithelbereich solcher Cysten fallen. Der aus dünnen Ring- und Längsmuskeln bestehende Hautmuskelschlauch ist im Bereich des Entladungspoles nicht mehr erkennbar.

Bei Anwendung eines starken Druckes auf das Deckglas (Quetschpräparat) kommt es zum Platzen der Cyste, wobei sich die Epithellamelle als recht elastisch erweist; die meist explodierende Knide schlüpft mit den ihr häufig anhaftenden Knidoblastresten heraus. —

Säurereiche Fixierungsmittel bringen ebenfalls die Kniden zur Entladung, wobei die verdünnte Epithelpartie durchschlagen wird (vgl. Martins und Kepners Schnittbilder). Ich verwendete daher nicht oder nur schwach angesäuerte Reagentien (Sublimat, Langsches Gemisch).

Verfolgen wir die Entstehung der Cysten, so scheint die Degeneration des Knidoblasten mit einer bedeutenden Quellung zu beginnen. Insbesondere in seinen äußeren Teilen kommt es zur Aufnahme von Flüssigkeit oder Verflüssigung des Plasmas. Das Periknidium und eine ihm anhängende Plasmaportion mit dem Kern, weiters dicke, fädige Gebilde, die vielleicht auf das „Lasso“ zu beziehen sind, bleiben sehr lange erhalten. Das Anfangs- und Endstadium der Kerndegeneration haben wir schon früher kennen gelernt. In alten Cysten flottiert der Kern und legt sich oft der Cystenwand an.

Kepner ist auf diese Vorgänge ebenfalls aufmerksam geworden: „the cells“ — es sind die Knidophagen gemeint — „seem to spend their vitality in caring for these exotic nematocysts“.

Wenn aufgestellte, völlig differenzierte Penetranten und Glutinantennanten noch befähigt sein sollten, im Körper des *Microstomum* jenen Weg bis zur Aufstellung zurückzulegen, dann müßte auch der in Verlust geratene Nucleolus, in dessen Vorhandensein während der Bildungsphase Schulze (1922 b, S. 408) einen Hinweis auf die „Bedeutung des Kernkörperchens für rege Stoffumsätze in der Zelle“ sieht, im Darm und Mesenchym wieder auftreten, es müßte weiters eine Rückdifferenzierung verschiedener Organelle, z. B. des Knidozils, einsetzen. Ich habe nichts davon bemerkt.

Wir haben gehört, daß in die Cysten zuweilen, namentlich nach Fütterung mit zerschnittenen Hydren, angedaute und kollabierte Kniden verschiedener Sorte miteingeschlossen werden, die den Nesselzellen (vorzüglich Penetranten) bereits bei ihrem Übertritt ins Mesenchym anzuhaften scheinen. — Auch einzelne jener „Krystalloide“, die den Darm und das Mesenchym der Microstomen manchmal förmlich überschwemmen⁵⁾, geraten zufällig in die Cysten.

An den in *Microstomum* zur Aufstellung gelangten Nesselzellen habe ich trotz aller Bemühung von einem Knidozil nichts entdecken können (Ansätze zu seiner Bildung wären ja vielleicht nicht ganz ausgeschlossen). Ich befinde mich hierin jedenfalls in Übereinstimmung mit Sabussow (1894, S. 19), Martin und Kepner, wenngleich der nach den beiden letztgenannten Forschern durch Mesenchymzellen bewerkstelligte Transport der nackten Kapseln die betonte „absence of cnidocils“ erwarten ließ. Graff (1882, S. 51) glaubt an mit Karmin in toto gefärbten Präparaten Knidozile gesehen zu haben; es ist aber wahrscheinlich, daß er durch jene stark verdickten und verkürzten

5) Die Krystalloide der Microstomen unterscheiden sich von denen der Mesostomen schon durch viel geringeren Durchmesser (5,6—6,6 μ); weiters trägt die Oberfläche ihrer dicken Hülle netzförmige, mit zahlreichen Höckern versehene Erhabenheiten,

Cilien und insbesondere Tastgeißeln oder durch die Stilette unvollständig entladener Penetranten, die die dünne Epithelschicht durchbohrt hatten, getäuscht worden ist, wie anfangs auch ich. —

Die Frage, ob die aufgenommenen Nesselzellen bzw. -Kniden für die Microstomen irgendeine Bedeutung für den Beutefang oder die Verteidigung haben, ist aus folgenden Gründen zu verneinen:

1. Infolge des Fehlens eines Knidozils ist eine normale Auslösung der Entladung durch Beutetiere unmöglich.

2. Der durch die relativ schwache Muskulatur auf eine Cyste oder Knide ausgeübte Druck genügt für eine willkürliche oder unwillkürliche Entladung zwecks Beutefanges oder Verteidigung nicht.

3. In *Hydra*-freien Zuchten habe ich an keinem der zahlreichen aus bereits infizierten Microstomen herauspräparierten Beutetieren (Crustaceen, Rotatorien) anhaftende Nesselkapseln gefunden.

4. Ein durch Anhäufung von Penetranten unter dem Integument bewirkter Schutz der Microstomen gegen gelegentliches Gefressenwerden ließe den Schluß auf ein absichtliches Fressen von *Hydra*-gewebe zu. Ein solcher Schutz erscheint aber zunächst für den Bestand der Art gar nicht nötig, da in *Hydra*-freien Gewässern und Zuchten die Microstomen unter intensiver ungeschlechtlicher Vermehrung ganz vorzüglich gedeihen.

Von dem nur selten geübten Kanibalismus abgesehen⁶⁾ sind mir als Feinde der Microstomen nur Oligochaeten (z. B. *Chaetogaster*) und *Stenostomum leucops* (Ant. Dug.) bekannt geworden: Martin (1908, S. 268) fand in einem *Chaetogaster* „some time after it had swallowed three *Microstoma*“, „eight large exploded nematocysts in its gut, but the presence of nematocysts in its prey seems to have no deterrent effect upon the *Chaetogaster*“. Bezüglich *Stenostomum* habe ich folgende Beobachtungen zu verzeichnen: In eine meiner mit *Hydra* kombinierten *Microstomum*-Zuchten war zufällig mit dem Futter jenes Turbellar hineingeraten und vermehrte sich außerordentlich rasch; zugleich nahm die Zahl der Microstomen bis zu ihrer Vernichtung ab. Mit einer raschen Schluckbewegung wurden selbst lange Microstomenketten inkorporiert; ihre Nesselkapseln gelangten im Darm der *Stenostomen* meist nicht zur Entladung (namentlich wenn die Infektion vor längerer Zeit erfolgt war). Der Inhalt der Kniden wurde, wie ich es oben für *Microstomum* beschrieb, mehr oder minder vollständig verdaut. —

6) In 2 Fällen war ein aus 2 Zooiden bestehendes *Microstomum* mit dem Kopf voran verschluckt worden; es wurde allerdings während der Beobachtung am Objektträger alsbald wieder ausgespitten und wies nur unbedeutende Zerrungen in der Teilungsebene auf. Wenn Dörner (1902, S. 9) im „Uterus“ (ein solcher existiert ja nicht!) des Tochterzoids einer weiblichen Kette „ein sich lebhaft bewegendes, völlig ausgebildetes Junges“ sah, so dürfte ihm wohl ein den obigen analoger Fall vorgelegen haben, da die Beutetiere im Darmlumen nach Möglichkeit nach hinten geschoben werden.

Ein Versuch, durch frisch infizierte Microstomen eine Infektion der Stenostomen mit Nesselzellen herbeizuführen, — für das marine *St. sieboldi* Graff ist eine solche bekannt —, glückte nicht. Auch direkte Infektionsversuche mit zerschnittenen Hydren (intakte werden nicht gefressen) blieben erfolglos, da es rasch zur Entladung des größten Teiles der Kniden (auch Volventen) und zur Verdauung sämtlicher Knidoblaste kam, was einen Rückschluß auf die jedenfalls andere Beschaffenheit der Darmsekrete erlaubt. Irgendeine schädigende Wirkung war damit für die Stenostomen in keinem Falle verbunden.

5. Kepners Argument (1911b) für eine „important defensive value to the flatworm“: das zweckdienliche Verhalten der Mesenchymzellen (Knidophagen) — entfällt. Auch für die Nematocysten der Äolidier haben Cuenot und Glaser (1911) zu zeigen gesucht, daß die „defensive value of the nettles is slight if not negligible“.

6. Die enzystierten Nesselzellen verbleiben jedenfalls sehr lange Zeit im Microstomenkörper. Wie Jacobson (1912) erhielt ich nach Ausschaltung der Knidariennahrung bei regelmäßiger Tubifexfütterung erst nach vielen (etwa 14) Wochen einzelne nesselzellfreie Individuen. Die ursprünglich vorhandenen Kniden werden nämlich auf die sukzessive zur Abschnürung kommenden Zooide aufgeteilt, so daß es zahlreicher Teilungen bedarf, um ein nesselkapselfreies Zooid bzw. Individuum zu erhalten. Ein Platzen der Cysten ohne Anwendung von Druck oder leere Cystenhüllen habe ich nicht beobachtet.

Zusammenfassend sei gesagt, daß die den Nesselzellen eigene, schon im Knidarienkörper bemerkenswerte Selbständigkeit und Fähigkeit zu aktiver Bewegung auch in einem fremden Organismus, in *Microstomum*, in Erscheinung treten kann. Doch unterliegen hier die Sorten der Nesselzellen verschiedenen rasch den Einwirkungen der Darmsekrete; als am widerstandsfähigsten erweist sich die höchst differenzierte Nesselzellsorte, die Penetranten. Es ist wahrscheinlich, daß die Nesselzellen (vornehmlich Wanderknidoblaste) interzellulär in die Darmwand eindringen und hierbei von einer schwachen amöboiden Beweglichkeit der Darmzellen unterstützt werden; ein großer Teil gerät in Vakuolen der Darmzellen und wird verdaut (fast alle Volventes). Ein Teil der Nesselzellen (Penetrantes und Glutinantes) aber gelangt ins Mesenchym: Entweder degenerieren sie hier, bevor sie unter dem Deckepithel Aufstellung genommen haben, oder sie stellen sich wie im Hydraectoderm auf und werden sodann enzystiert. Es ist möglich, daß bei diesen Verlagerungen ein mechanischer Druck der Darmzellen, sowie die amöboiden Mesenchym-(Stamm)zellen mitwirken. Die Orientierung unter dem Integument jedoch kann nur als Lebensäußerung der Nesselzellen selbst, die folgende Enzystierung als Abwehrreaktion des Körpers gegen fremde Zellelemente verstanden werden. Irgend ein Vorteil erwächst den Microstomen aus ihrem Nesselkapselbesitz nicht.

In ähnlicher Weise werden anscheinend auch die Nesselkapseln (?Nesselzellen) in den Cerata der Äolidier in „Knidocysten“ eingeschlossen und unschädlich gemacht (Schulze 1922 b, S. 415).

Literatur.

- G. Dorner, 1902: Darstellung der Turbellarienfauna der Binnengewässer Ostpreußens; Schr. ökon. Ges. Königsberg, 73. Bd.
- O. Fuhrmann, 1894: Die Turbellarien der Umgebung von Basel; Rev. Suisse Zool., t. 2.
- L. v. Graff, 1822: Monographie der Turbellarien I, Rhabdocoelida; Leipzig.
- , 1904—8: *Turbellaria*, in: Bronn, Klass. Ordn. Tierreich, 4. Bd. Vermes, Abt. I c. *Turbellaria*, I. Abt.; Leipzig.
- P. Hallez, 1879: Contributions à l'histoire naturelle des turbellariés; Trav. Wimereux, fasc. 2; Lille.
- N. v. Hofsten, 1907: Studien über Turbellarien aus dem Berner Oberland; Z. wiss. Zool. 85. Bd.; Leipzig.
- A. Jacobson, 1912: Die Nesselzellen; Arch. f. Naturgesch. 78. Bd.; Berlin.
- W. A. Kepner, 1911 a: Nematocysts of *Microstoma*. Biol. Bull., Vol. 20. Woods Hole.
- , 1911 b: Discussion and correspondence concerning the „Nematocysts of *Microstoma*“; Science (N.S.), Vol. 34, Nr. 868; New York.
- A. Kühn, 1914—16: Coelenterata, in Bronn, Klass. Ordn. Tierreich, 2. Bd., 2. Abt. 25.—36. Lfg.; Leipzig.
- F. Leydig, 1859: Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere; Hamm.
- C. H. Martin, 1908: The nematocysts of Turbellaria; Quart. Journ. Microsc. Sci. (N.S.), Vol. 52, P. 2; London.
- , 1914: A note on the Occurrence of Nematocysts and Similar Structures in the Various Groups of the Animal Kingdom. Biol. Zentralblatt, 34. Bd.; Leipzig.
- J. P. Sabussow, 1894: Die Microstomiden der Umgegend von Kasan; Arb. (Trudi) d. Ges. d. Naturf. b. d. kais. Univ. Kasan, 27. Bd.; Kasan (russisch).
- O. Schmidt, 1848: Die rhabdocoelen Strudelwürmer des süßen Wassers; Jena.
- M. S. Schultze, 1849: Über die Microstomeen, eine Familie der Turbellarien; Arch. f. Naturgesch., 15. Jahrg., 1. Bd.; Berlin.
- P. Schulze, 1922 a: Bestimmungstabelle der deutschen Süßwasserhydrozoen; Zool. Anz. 54. Bd.; Leipzig.
- , 1922 b: Der Bau und die Entladung der Penetranten von *Hydra attenuata* Pallas. Arch. f. Zellforschung, 16. Bd., 3. H.; Leipzig.
- , 1922 c: Biologie der Tiere Deutschlands; Lfg. 1, Tl. 3, Cnidaria; Berlin.
- E. Sekera, 1917: Über künstliche Auszuchtung der geschlechtlichen Formen in der Gattung *Microstomum*. Sitzber. Böhm. Ges. Wiss. (math.-nat. Kl.); Prag.
- C. Th. v. Siebold, 1848: Lehrb. der vergleich. Anatomie d. wirbellosen Tiere; Berlin.
- P. Steinmann und E. Bresslau, 1913: Die Strudelwürmer (*Turbellaria*), Monographien einheimischer Tiere, Bd. 5; Leipzig.
- O. Toppe, 1910: Untersuchungen über Bau und Funktion der Nesselzellen der Cnidarier; Zool. Jahrb. (Anat. u. Ontog.), 29. Bd.; Jena.
- F. v. Wagner, 1889: Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Microstoma* (Vorl. Mitteilung); Zool. Anz., 12. Bd.; Leipzig.
- , 1890: Zur Kenntnis d. ungeschlechtl. Fortpfl. von *Microstoma*; Zool. Jahrb. (Anat. u. Ontog., 4. Bd.; Jena.
- E. Westblad, 1923: Zur Physiologie der Turbellarien; Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2. Bd. 18, Nr. 6; Lund-Leipzig.
- J. Wilhelmi, 1915: Einige biologische Beobachtungen an Süßwassertricliden; Zool. Anz., 45. Bd.; Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut zu Graz](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [12](#)

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

Artikel/Article: [Über die Kleptokniden von *Microstomum lineare* \(Müll.\)
559-573](#)