

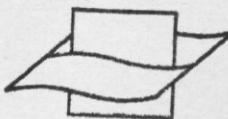
Guido PERSOONE  
ASSISTENT  
LAB. voor OEKLOGIE  
Universiteitstraat 14  
GENT

15114

Die morphologische Bedeutung der Wimperrosetten  
der Ktenophoren

Von

Jovan Hadži



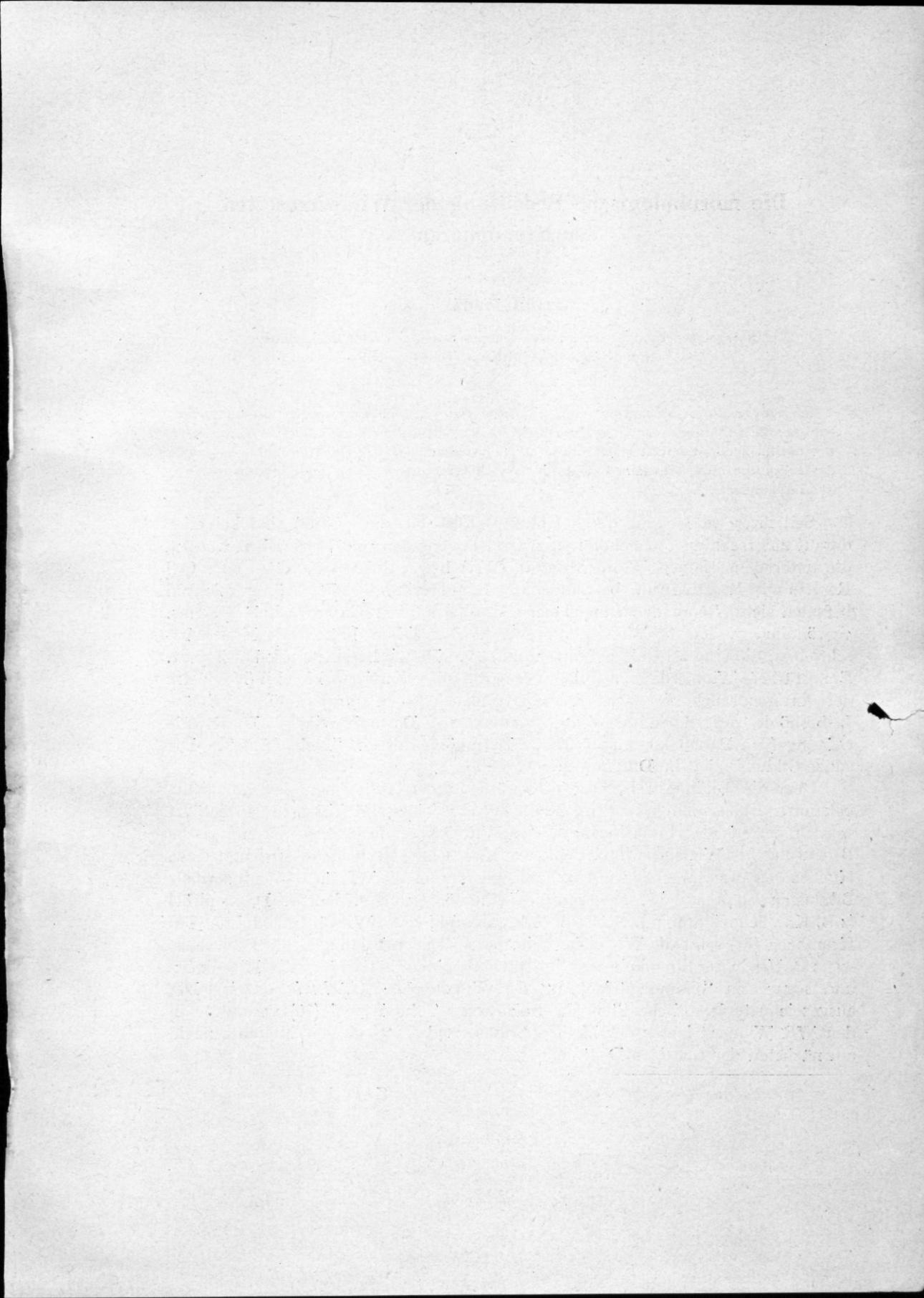
Vlaams Instituut voor de Zee  
*Flanders Marine Institute*

*Reprinted from the Journal of the Faculty of Science,  
Hokkaido University,  
Series VI, Zoology, Vol. 13, Nos. 1-4 : 32~36*

Prof. T. Uchida Jubilee Volume

SAPPORO, JAPAN

August, 1957



# Die morphologische Bedeutung der Wimperrosetten der Ctenophoren

Von  
**Jovan Hadži**

(Biologisches Institut der Slowenischen Akademie der Wissenschaften  
und Künste in Ljubljana, Jugoslawien)

*Kurze Inhaltsangabe:* Die Wimperrosetten der Ctenophoren werden als komplexe ento-mesohile Bildungen aufgefasst, die durch Verschmelzung der Terminalorgane gewesener Protonephridien mit dem Darmepithel entstanden zu denken sind. Die Umbildung geschah unter Funktionswechsel. Ehemals emunktorisch-exkretorisch tätig, jetzt hydrostatisch-hydrodynamisch.

Seit ihrer Entdeckung durch Kölliker (1864, cit. nach Chun) sind bei allen darauf untersuchten Ctenophorenarten Organe gefunden und beschrieben worden, die unter dem Namen Wimperrosetten (WR) bzw. Ciliated Rosettes oder Cell Rosetts und Rosettes Ciliés bekannt sind. In unbestimmter aber grösserer Anzahl befinden sich WR an den Innenflächen des peripheren Gastrovaskulärsystems. Gewöhnlich werden die WR als zwei aus je vier Zellen bestehende Kreise beschrieben, die eine zentrale Öffnung umfassen. Die Zellen sind stark bewimpert. Eine stärkere Wimperflamme schlägt gegen die mit gallertigem Mesohil (Mesoderm der Autoren, auch Mesogloea, Plerom, Collenchym genannt) gefüllte primäre Leibeshöhle, die andere gegen das Lumen des Darmdivertikels. Durch die Öffnung (den Porus) kommuniziert die Darmhöhle mit der "Leibeshöhle". Die ganze Bildung misst im Durchmesser etwa 20  $\mu$ .

Über die Bildungsweise der WR während der Ontogenese ist gar nichts bekannt. Ebensowenig sind irgendwelche physiologische Versuche ausgeführt worden betreffs der Funktionsweise der WR. Über die wahre morphologische Bedeutung der WR sowie ihre Funktion sind sehr verschiedene Ansichten bzw. Hypothesen ausgesprochen worden. Meistens werden die WR für rein entodermale Bildungen gehalten u. zw. als gegen die Leibeshöhle umgeschlagenes Darmepithel (z.B. K.C. Schneider u. a.). Kölliker (nach Chun) hielt die WR für Gonodukte. Th. Krumbach (11) setzt die WR gleich rein mesodermalen Bildungen des Coelothels, wie z.B. Urnen der Sipunkeln und Synapten, den Wimpertrichtern der Hirudineen und sogar den "Flammentrichtern" der Siphonophore *Apolemia uvaria*. Der ausgezeichnete japanische Ctenophoren-Forscher Taku Komai (10) vermutete in den WR Wimpertrichter der Metanephridien und kam, unserer Meinung nach, am nächsten der richtigen Deutung.

Ein noch bunteres Bild bieten die von verschiedenen Autoren geäusserten Ansichten über die Funktion der WR. Die vom Entdecker der WR erwähnte Funktion als Gonodukt kommt gar nicht in Betracht. Ebensowenig dürfte die Meinung Krumbach's, wonach die WR der Reinhaltung dienen soll, Anspruch auf Berücksichtigung erheben. Es bleiben noch zwei am meisten vertretene Meinungen, nämlich, dass die WR der Exkretion oder Ernährung dienen; oft wird eine doppelte Funktion in diesem Sinne angenommen. Während Krumbach die exkretorische Funktion der WR geradeaus ausschliesst (Krumbach, 11, S. 942), meint T. Komai (10, S. 18), dass "the classical view of homologizing it with flame cells or nephrostomal cellaggregate is certainly highly suggestive"; also sollen die WR Exkretionsorgane sein und erwähnt keine andere mögliche Funktion. Dem Bau und Position nach bieten die WR keine sachliche Grundlage für ihre Deutung als Exkretionsorgane. Die allermeisten Autoren wollen die WR in Verbindung mit der Funktion der Leitung der Nährsätze bringen, sei es in die Richtung Darm-Leibeshöhle mit Muskelzellen, sei es in umgekehrter Richtung. So spricht z.B. K.C. Schneider von einer "mechanischen Funktion": "Abstrom von Lymphe in das Plerom". (12, S. 286), Chun (2) von einer Zirkulation der Nährflüssigkeit, ähnlich R. Hertwig (7) und Y. Delage (4). Einige Male wird in der Literatur als mögliche zweite Funktion der WR die Ableitung der Körperflüssigkeit in das Darmlumen erwähnt, so z.B. vom Wagener (cit. nach Chun, (2)). Krumbach wiedergibt die Meinung unter gleichzeitiger Ablehnung, wonach bei guten Schwimmern, z.B. *Beroe*, rasche Volumenveränderungen verursacht werden. Ähnlich drückt sich L.H. Hyman (8, S. 673) aus: "The function of these rosettes is unknown, but they are probably excretory or act as regulators of the fluid content of the collenchym."

Aus dieser kurzen Übersicht wird ersichtlich, dass sowohl die morphologische als auch die physiologische Bedeutung der WR sehr unklar und problematisch ist. Um zu einem rationellerem Standpunkt zu gelangen, wird es notwendig sein das Problem mehr vergleichend morphologisch zu analysieren und zwar im Lichte einer ganz bestimmten Auffassung der phylogenetischen Verhältnisse der Ktenophoren.

Nach unserer bereits vor Jahren (Hadži, 5, 1923, vergl. auch P. Us, 13) vertretener Ansicht, die im Rahmen der später (Hadži, 6, 1944) ausgebauten Turbellarientheorie der Knidarien noch vertieft wurde, sind die Ktenophoren von den Knidarien und Zoelenteraten überhaupt ganz zu trennen. Ich leite sie von den planktonischen Larven der polykladen Turbellarien im Wege der Neotenie ab. Die Knidarien selbst entwickelten sich nach dieser Theorie parallel indem sie sich von rhabdozoalen Ahnen abzweigten und zu sessilen Tieren wurden, daher ihre radiäre Symmetrie. Als solche haben sie die Protonephridien gänzlich verloren. Bei den Ktenophoren als sich lebhaft aktiv bewegendem Tiertypus sind die Nephridien zwar erhalten geblieben aber unter ziemlich tiefgreifender Abänderung sowohl des Baues als der Funktion.

Beides wird verständlicher, wenn wir zum Vergleiche die Verhältnisse im breiterem Kreise der Ameria heranziehen. Da sehen wir, dass ganz allgemein eine Neigung besteht, wonach die Terminalorgane (Wimperflammen, Terminalzellen) der Protonephridien in engen Kontakt mit den Epithelien treten, die irgend eine mit beweglicher Flüssigkeit gefüllte Körperhöhlung umgrenzen. Als solche sind das Darmrohr samt Divertikeln, Blutgefäße, Sackgonaden und verschiedene Zoelome (z.B. Perikard bei den Mollusken und das eigentliche Zoelom oder Perigastrozoel der "echten Zoelomaten") anzuführen. Nicht selten kommt es dazu, dass es in der Kontaktwand zur Dehiszenz der beiden Epithelien kommt und so eine Kommunikation zwischen beiden Höhlungen hergestellt wird. Auf diese Weise ist die Umwandlung der Protonephridien zu Metanephridien zu erklären (sowohl bei Mollusken als bei den "Zoelomaten").

Zur näheren Illustration möchte ich nur zwei Beispiele anführen. Nach U. Wilke(14) entspringen die bei den Macrodasyoidea (Gastrotricha) entdeckten Protonephridien als "Wimperkolben" unmittelbar am Darme; hier handelt es sich allerdings um reine Emunktorien die auch exkretorisch fungieren mögen. Bei einigen Nemertinen aus der Familie der Cephalothrichidae (nach Coe 3) haben die sehr polymerisierten Terminalorgane der Protonephridien, die sich dicht den Blutgefäßen anschmiegen die Form von Nephrostomen erhalten und Coe nennt sie so, wogegen sich Hyman mit Recht ausgesprochen hat. Diese Terminalorgane sind so ziemlich den WR ähnlich.

Wenn wir jetzt dazu übergehen wollen, vom Standpunkte, den wir eingenommen haben, die Morphologie der WR kritisch und vergleichend zu betrachten, so wäre vorerst darauf aufmerksam zu machen, dass sowohl nach eigenen Beobachtungen an vivisezierten und auf verschiedene Weise präparierten Ktenophoren als nach Abbildungen der Autoren die WR als fremdes, in das Darmepithel nachträglich eingefügtes Gebilde erscheint. Die zur Mittelschichte des Körpers hin flimmende Wimperflamme gleicht ganz und gar der Wimperflamme der Protonephridien, wie wir sie für typisch halten. Die in entgegensätzliche Richtung schlagenden Zilien sind eher denen des Darmepithels gleich. Somit wäre die Darstellung der WR als eine Durchbohrung des Darmepithels unter Umschlagen der Ränder in der Richtung der Mittelschichte nicht am Platze.

Nach dieser unserer Deutung wären die WR stark polymerisierte und sekundär isolierte Endorgane ehemaliger Protonephridien, die sich dem Darme angeschlossen haben und mit dem Darmepithel unter Dehiszenz der Mitte verwachsen sind. Dabei ging der eigene Kanalsystem der Protonephridien verloren u. zw. infolge des Funktionswechsels.

Eine definitive Entscheidung über die Gültigkeit dieser Auffassung wird erst die Erforschung der ontogenetischen Entwicklung der WR bringen. Es ist zu erwarten, dass die Anlage der WR von Zellen des Mesohils (Mesenchyms) stammen wird unter nachträglicher Verwachsung mit dem Darmepithel der Meridiankanäle (Pleurocladien nach Krumbach). Unsere Auffassung kann einstweilen als

brauchbare Arbeitshypothese dienen namentlich für noch ausstehende physiologische Untersuchungen und sogar noch mehr, wir haben damit eine bessere Unterlage gewonnen schon jetzt über die Funktion der WR eine Meinung auszubauen.

Die morphologischen Verhältnisse der WR sprechen stark zu Ungunsten der Annahme, dass diese der Exkretion dienen sollen. Man kann eigentlich keine Argumente dafür anführen außer der wahrscheinlichen Abkunft von ehemaligen Exkretionsorganen, den Protonephridien. Wozu wäre die gegen das Gewebe der Leibeshöhle hin gerichtete Wimperflamme ohne Ableitungskanal? Die Ktenophoren besitzen ein so reichlich entwickeltes und verzweigtes Gastrovaskularsystem, dass sie eines besonderen Exkretionssystems leicht entbehren; dazu ist die exkretorische Funktion der Aboralkanäle sehr wahrscheinlich.

Auch die ergänzende Funktion der Verteilung des Nahrungsaftes in der Mittelschichte erscheint uns wenig wahrscheinlich u. zw. angesichts des derart kompliziert gebauten Gastrovaskularsystems, wo Abzweigungen desselben überall hinreichen. Selbst die grossen Polykladen kommen ganz gut ohne WR aus. Es fehlt jedwede Beobachtung oder tatsächlicher Befund, der zugunsten einer solchen Funktion angeführt werden könnte.

Wenn wir von den ganz abwegigen Meinungen, die WR mögen als Gonodukte (Wagener) oder als Reinigungsorgane (Krumbach) dienen, absehen, dann bleibt nur noch eine Möglichkeit, die wir sehen und diese wäre die hydrostatische Funktion. Allen Kennern der Ktenophoren ist gut bekannt, wie bedeutende Rolle das möglichst rasche Sinken im Leben dieser überaus zarten Tiere spielt. Die meisten Ktenophorenarten leben im Plankton aber sie bleiben näher der Oberfläche nur bei ruhiger See. Bei ungünstigem Wetter jeder Art lassen sich die Ktenophoren rasch in die Tiefe sinken. Der Ruderapparat der Ktenophoren wirkt zu langsam für Fluchtbewegungen grösseren Ausmasses. Bei Krumbach (11, S. 957) lesen wir, dass beim passivem Absinken in die Tiefe "leichte Muskelkontraktionen im Spiele (sc. sind), indem durch willkürliche Verengerung der Gefässe der flüssige Darminhalt durch Mund und Exkretionsporen ausgetrieben wird und so das Tier durch Verminderung des Volumens an spezifischem Gewicht gewinnt". Noch näher kommt Hyman der Wahrheit, wenn sie in den WR als eine Alternative die Funktion eines Regulators des Flüssigkeitsinhaltes der Mittelschichte vermutet. Die blosse Beobachtung der Tiere und noch mehr ihre Behandlung mit verschiedenen Mitteln zeigt uns welch bedeutender Kontraktion, also Volumerverminderung die Ktenophoren fähig sind. Es ist nicht wahrscheinlich, dass so bedeutende Volumerverminderung nur durch die Verengerung der Darmgefässe zustande käme. Die gallertige durch und durch mit Muskelzellen durchgedrungene Mittelschichte ist sehr mächtig und wasserreich. Bei Kontraktion der Muskelzellen im Mesohil muss die Gallerte unter Druck kommen und Flüssigkeit durch die Poren der WR in das Darmlumen abgeben. Beim Steigen aus der Tiefe dürfte wieder Meerwasser durch das Gastrovaskularsystem aufgenommen werden und

unter aktiver Mitwirkung der mächtigen Ziliatur der WR der gallertigen Zwischenschicht zugeführt. Es würde sich also um Entquellen bzw. Aufquellen der Gallerte handeln. Der feinere Bau sowie die Position der WR sprechen deutlich für die Annahme einer solchen hydrostatisch-dynamischen Funktion der WR. Physiologische Experimente sollen darüber entscheiden.

Ich will hier an das Beispiel der Dinoflagellaten erinnern. Aus den gewöhnlichen kontraktilen Vakuolen haben sich bei den Dinoflagellaten die s.g. Pusullen entwickelt, die nicht nur als emunktorisch wirkende Exkretionsorganellen funktionieren sondern auch die Rolle eines hydrostatischen Apparates übernommen haben. Meiner Auffassung nach haben sich die Protonephridien einst aus pulsierenden Vakuolen der Protisten entwickelt. Somit hätten wir bei den Dinoflagellaten und Ktenophoren zwei parallele Fälle von ähnlichem Funktionswechsel des Exkretionsapparates zu hydrostatischen vor uns.

### Literatur

- 1) Abbot, J.F. 1907. The Morphology of Coeloplana. Zool. Jahrb. Syst. 42.
- 2) Chun, C. 1880. Ctenophores. Fauna u. Flora d. Golfs v. Neapel. Leipzig.
- 3) Coe, W.R. 1930. The peculiar Nephridia of Cephalothrix. Zool. Anz. 89.
- 4) Delage, Y. et. Hérouard, E. 1901. Traité de Zoologie, II 2, Paris.
- 5) Hadži, J. 1923. O podrijetlu, srodstvenim odnosima i sistematskoj poziciji ktenophora. (Über die Abstammung, Verwandschaftsverhältnisse und systematische Position der Ktenophoren), Rad JAZU, 228.
- 6) Hadži, J. 1944. Turbellarijska teorija knidarijev (Die Turbellariantheorie der Knidarien). SAZU, Ljubljana.
- 7) Hertwig, R., 1880. Über den Bau der Ctenophoren. Jen. Z. f. Natw. 14.
- 8) Hyman, L.H. 1940. The Invertebrates. I. N.York, London
- 9) Komai, T. 1922. Studies on two aberrant Ctenophores. Kyoto.
- 10) Komai, T., 1942. The structure and development of the sessil Ctenophore *Lyrocteis imperatoris* Komai. Mem. Kyoto I. Univ. Ser. B. 17, No. 1.
- 11) Krumbach, Th. 1928. Ctenophora; in Handb. d. Zool.
- 12) Schneider, K.C. 1902. Lehrbuch d. vergl. Histologie d. Tiere. Jena.
- 13) Us, P. 1932. Embrionalni razvoj ktenofor.-Die Embr.-Entw. d. Ktenophoren, Prir. razpr., I. (Ljubljana).
- 14) Wilke, U. 1954. Mediterrane Gastrotrichen. Zool. Jahrb. Syst. 82.

03 04 05 06 07 08

09 10 11 12 13 14 15  
16 17 18 19 20 21 22  
23 24 25 26 27 28 29

30 31 32 33 34 35 36  
37 38 39 40 41 42 43  
44 45 46 47 48 49 50

51 52 53 54 55 56 57  
58 59 60 61 62 63 64  
65 66 67 68 69 70 71

72 73 74 75 76 77 78  
79 80 81 82 83 84 85  
86 87 88 89 90 91 92

93 94 95 96 97 98 99  
100 101 102 103 104 105 106  
107 108 109 110 111 112 113

114 115 116 117 118 119 120  
121 122 123 124 125 126 127  
128 129 130 131 132 133 134

135 136 137 138 139 140 141  
142 143 144 145 146 147 148  
149 150 151 152 153 154 155

156 157 158 159 160 161 162  
163 164 165 166 167 168 169  
170 171 172 173 174 175 176

177 178 179 180 181 182 183  
184 185 186 187 188 189 190  
191 192 193 194 195 196 197