

# Die Entladung der Haptocysten von *Ephelota gemmipara* (Suctorina, Ciliata)

## Mode of Discharge of Haptocysts in *Ephelota gemmipara* (Suctorina, Ciliata)

Gertrud Benwitz

Institut für Biologie III (Zoologie) der Universität Tübingen

Z. Naturforsch. **39c**, 812–817 (1984); received May 8, 1984

Discharge of Haptocysts, Suctorian Tentacles, Food Capture, *Ephelota*

The fine structure of haptocysts, characteristic organelles of most suctorians, is described during the resting state and the discharge after contact with the prey. In *Ephelota*, there is no fusion of the plasma membranes of predator and prey, as has been suggested for the haptocysts of other suctorians. But the membrane covering the organelle becomes continuous with the plasma membrane of the suctorian tentacle, and inner structures of the haptocyst attach to the perforated pellicle of the prey.

### Einleitung

Bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung mariner Suktorien, einem von Herrn Prof. Dr. K. G. Grell geleiteten Forschungsprogramm, ergab sich mehrfach die Gelegenheit, bei *Ephelota gemmipara* verschiedene Stadien der Haptocysten-Entladung zu beobachten [1, 2].

Die Haptocysten, charakteristische Organelle der Suktoriententakel, spielen eine Rolle beim Festhalten der Beute, an deren Zellmembran sie sich verankern [3, 4]. Von vornherein wurde vermutet, daß dabei Sekrete abgegeben werden, welche die lokale Auflösung der Beute-Pellicula, die Immobilisierung der Beute und die Herabsetzung der Viskosität ihres Cytoplasmas bewirken könnten [5, 6]. Batisse [4] behandelte unter anderem auch den Modus der Entladung.

### Material und Methoden

Die untersuchte *Ephelota*-Art stammt aus der Nordsee (Biologische Station auf Sylt). Das mitgebrachte Material wurde in Tübingen mit dem Ciliaten *Strombidium* angefütert und nach wenigen Minuten fixiert [1, 2]. Fixierung 1: 2% OsO<sub>4</sub> in 0,1 M s-collidine-Puffer, pH 7,9, mit 0,4 M NaCl, 1 Stunde (Abb. 1 b, c; Abb. 3 e). Fixierung 2: Glutaraldehyd [2] (alle übrigen Abbildungen).

### Ergebnisse

*Beschreibung der Ruhe-Haptocyste (Abbn. 1 a, 2 a):*

Die Haptocyste liegt unmittelbar unter der Zellmembran, die sich an der Stelle konisch vorwölbt. Feine Fibrillen verbinden ihre Spitze mit der dünnen Epiplasmalage (Abbn. 1 h, 3 a, b). Das Organell ist von einer Hüllmembran umgeben, die jedoch am distalen Teil der Spitze aufzuhören scheint\*. Dem äußeren Aufbau nach sind drei Abschnitte zu unterscheiden, die hier als Spitze, Mittelstück und Basalteil bezeichnet werden sollen. Die innere Struktur ist kompliziert und sowohl radiär als auch konzentrisch gegliedert (Abb. 3). Das Lumen der Spitze steht mit dem des Mittelstücks in Verbindung, der Basalteil ist jedoch oben durch die „Kuppel“ verschlossen.

*Entladung (Abbn. 1 und 2):*

1. Bei Kontakt mit der Beute wird das obere Ende der Haptocystenspitze abgesprengt, möglicherweise an einer präformierten, der Grenze der erkennbaren Hüllmembran entsprechenden Bruchlinie. Dabei müßte auch ein kleiner, kreisförmiger Bezirk der darüberliegenden Zellmembran mit herausgerissen werden\*\*. Ein Sekretropfen tritt aus (Abb. 1 b, c). Die Tentakel-Zellmembran verschmilzt mit der Hüllmembran der Haptocyste.

\* Vgl. die Angaben über die Membran der Ciliaten-Trichocysten [7].

\*\* Hier könnte eine Beziehung zu den „attachment domains“ [8] in der Zellmembran über den Haptocysten bestehen.

Sonderdruckanforderungen an: Dr. Gertrud Benwitz, Stauffenbergstr. 56, D-7400 Tübingen.

0341-0382/84/0700-0812 \$ 01.30/0

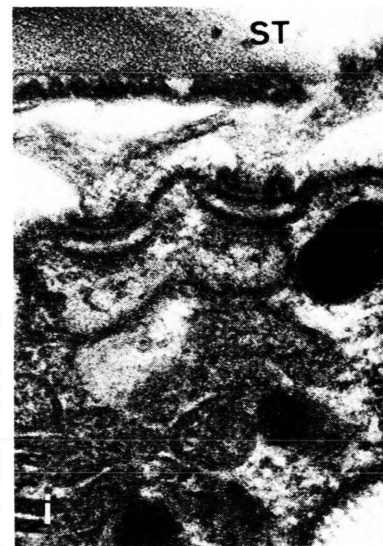
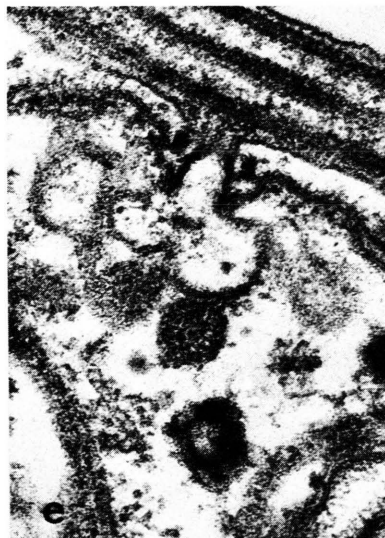
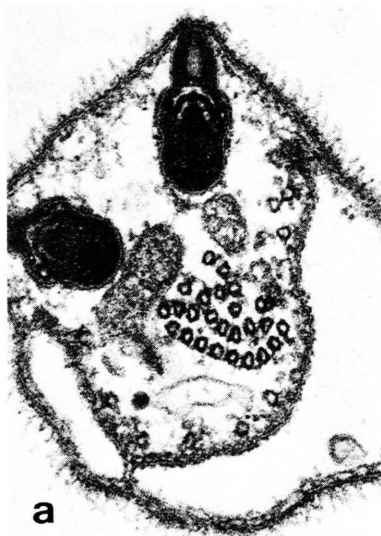


Dieses Werk wurde im Jahr 2013 vom Verlag Zeitschrift für Naturforschung in Zusammenarbeit mit der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften e.V. digitalisiert und unter folgender Lizenz veröffentlicht: Creative Commons Namensnennung-Keine Bearbeitung 3.0 Deutschland Lizenz.

Zum 01.01.2015 ist eine Anpassung der Lizenzbedingungen (Entfall der Creative Commons Lizenzbedingung „Keine Bearbeitung“) beabsichtigt, um eine Nachnutzung auch im Rahmen zukünftiger wissenschaftlicher Nutzungsformen zu ermöglichen.

This work has been digitalized and published in 2013 by Verlag Zeitschrift für Naturforschung in cooperation with the Max Planck Society for the Advancement of Science under a Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Germany License.

On 01.01.2015 it is planned to change the License Conditions (the removal of the Creative Commons License condition “no derivative works”). This is to allow reuse in the area of future scientific usage.



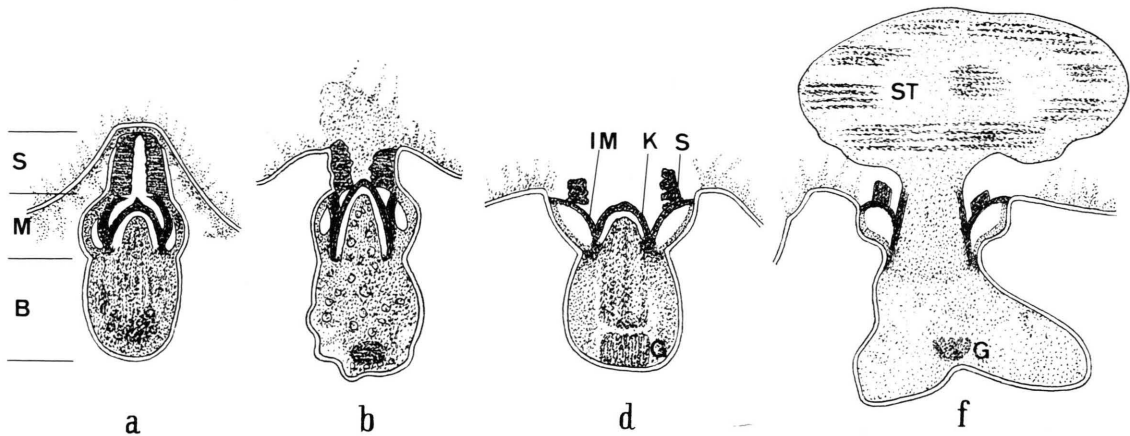


Abb. 2. Halbschematische Darstellung der Teilbilder a, b, d, f aus Abb. 1. Tentakel-Zellmembran und Haptocysten-Hüllmembran als Doppelkontur gezeichnet. B Basalteil, G Granulum am Boden des Basalteils, IM Innenwand des Mittelstücks, K Kuppel, die den Basalteil oben verschließt, M Mittelstück, S Spitze, ST *Strombidium*.

2. Die Wandung des Mittelstücks klappt auf – evtl. durch Zug der Zellmembran bzw. der Epiplasmasschicht der Umgebung –, und ihre Hohlräume weiten sich. Durch diese Auswärtsbewegung wird die mit der inneren Wand verbundene „Kuppel“ nach oben geschoben (Abb. 1 und 2, b, d). Die proximalen Abschnitte der Spitze kommen dabei kranzförmig auf die Innenwand des Mittelstücks zu liegen (Abb. 1 d, i).

3. Die Kuppel springt auf und verbindet sich mit den Rändern der durchbohrten Beute-Zellmembran (Abb. 1 e, f). Die kompakte Matrix im Basalteil lockert sich auf und wird offensichtlich in das Beutetier injiziert. Ein relativ großes, stark osmophiles Granulum am Grunde des Basalteils wird zuletzt zum Injektionskanal hin transportiert (Abb. 1 g, h).

4. Nachdem der Basalteil der Haptocyste seinen Inhalt in die Beute entleert hat, erscheint seine

Hüllmembran faltig und auf mindestens die doppelte Größe ausgedehnt (Abb. 1 g, h). Nach Batisse [4] trennt sie sich schließlich wieder von der Zellmembran, wird zum Vesikel und dann wahrscheinlich im Tentakelinneren resorbiert.

### Diskussion

Soweit aus früheren Arbeiten erkennbar (Literaturübersicht bei [9]), scheinen trotz einiger Abweichungen in Größe und Form die Haptocysten der verschiedenen Suctorien im Prinzip gleich gebaut zu sein. So kann man wohl annehmen, daß auch ihre Entladung in gleicher oder doch sehr ähnlicher Weise abläuft.

Der Feinbau der Haptocyste von *Ephelota* sowie die einzelnen Stadien der Entladung lassen vermuten, daß das Organell mindestens zwei verschiedene, voneinander getrennte Sekrete enthält.

Die Beschreibung der Entladung, wie sie Batisse gibt [4] – allerdings nicht durch genügend anschauliche Abbildungen unterstützt –, wird durch die vorliegenden Ergebnisse in mehreren Punkten bestätigt. Das Abbrechen der Spitze wird von ihm bei *Paracineta patula* ähnlich den Verhältnissen bei *Ephelota* geschildert, wobei nach seinen Beobachtungen das austretende Sekret als Tropfen an der Zellmembran der Beute haftet. Hier dürfte es an der getroffenen Stelle eine lytische Wirkung entfalten. – Auch das Aufklappen des Mittelstücks ist auf seinen Abbildungen erkennbar (Planche I, Fig. 5–7).

Abb. 1. *Ephelota gemmipara*. Längsschnitte durch Haptocysten in verschiedenen Stadien der Entladung. Fangtentakel. a, Ruhe-Haptocyste. b, c, Absprengung des distalen Teils der Spitze, Austreten eines Sekrets. d, Aufklappen des Mittelstücks. Bei b, c und d wurde die Entladung wahrscheinlich artifiziell ausgelöst, ohne direkten Kontakt mit der Beute. e, f, Aufspringen der Kuppel und „Verklebung“ ihrer Ränder mit der perforierten Zellmembran der *Strombidium*-Cilie. h, Kleine Pfeile: Verschmelzung der Tentakel-Zellmembran mit der Haptocysten-Hüllmembran; großer Pfeil: Fibrillen zwischen der Epiplasmasschicht und dem oberen Ende einer Ruhe-Haptocyste. i, Zwei Haptocysten während der Entladung, tangential. G Granulum, ST *Strombidium*. Vergr. 75 000 ×.



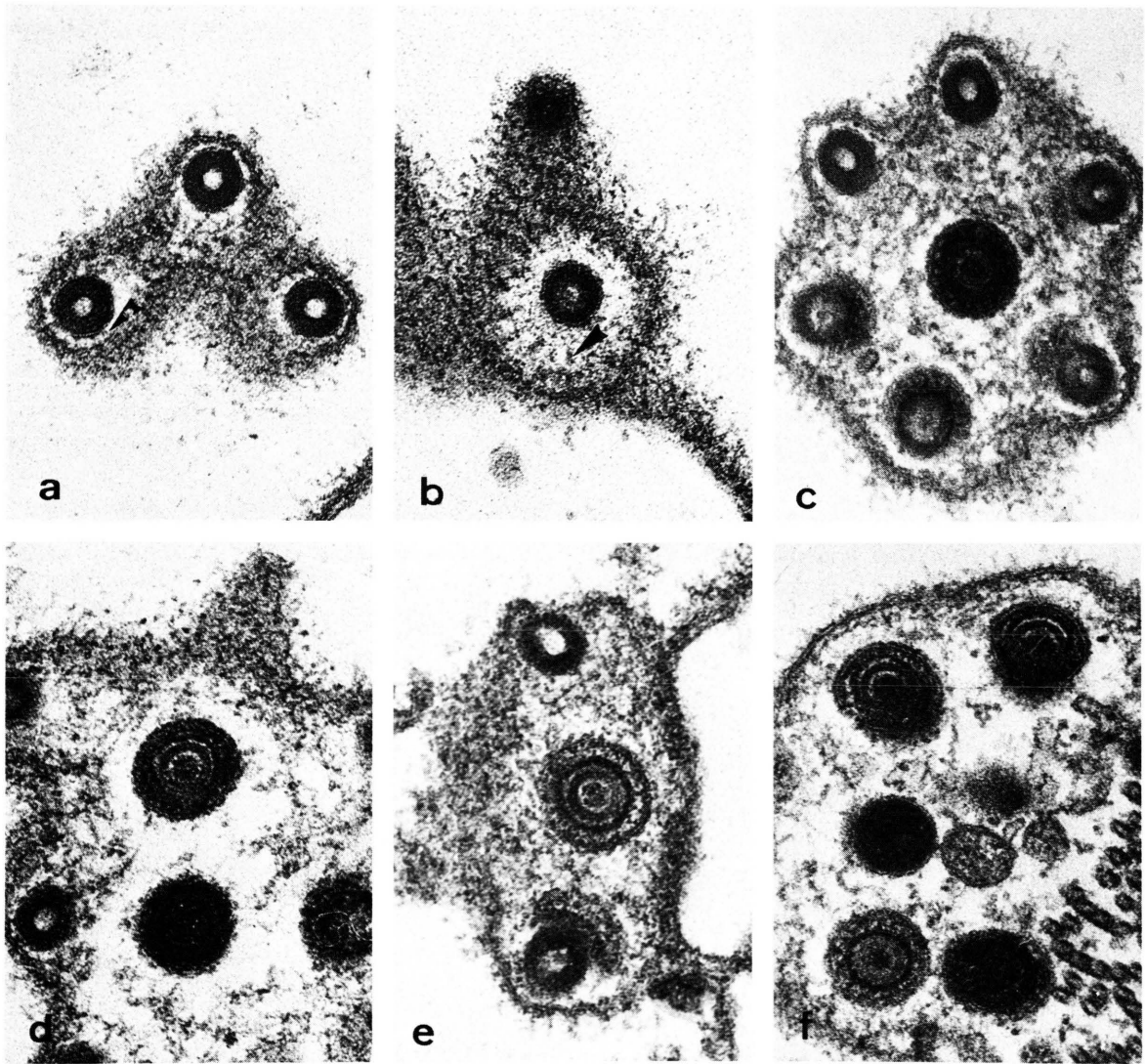


Abb. 3. Querschnitte durch Ruhe-Haptocysten. a, b Spitze, c–f Mittelstück. Pfeile: Fibrillen zwischen Epiplasmaschicht und Haptocyste. Vergr. 90 000  $\times$ .

Wichtig ist die Feststellung, die sich bisher nur bei Batisse findet, daß die Hüllmembran („les parois“) des oberen Haptocystenteils mit der Zellmembran des Suktoriententakels verschmilzt (Abb. 1g, h), während sich die Wand der aufspringenden „Kuppel“ mit den Rändern der perforierten Beute-Zellmembran verbindet. Die Stabilität dieser Verbindung könnte durch einen „Klebstoff“ aus dem Sekret der Spitze gesichert werden.

Lom und Kozloff [10] nehmen dagegen an, daß, bei *Phalacroleptes verruciformis*, Haptocysten-Hüll-

membran und Beute-Zellmembran verschmelzen. Bardele [11] wiederum glaubt bei *Acineta tuberosa* eine „fusion“ der Zellmembranen von Räuber und Beute zu erkennen.

Bardeles Ansicht entspricht der Auffassung, die Rudzinska [6] bei der Beschreibung der Nahrungsaufnahme von *Tokophrya infusionum* vertritt: „The pellicle of the tentacle shaft becomes continuous with the pellicle of *Tetrahymena*“ und „it appears that pellicles of two unrelated organisms are able to merge“.

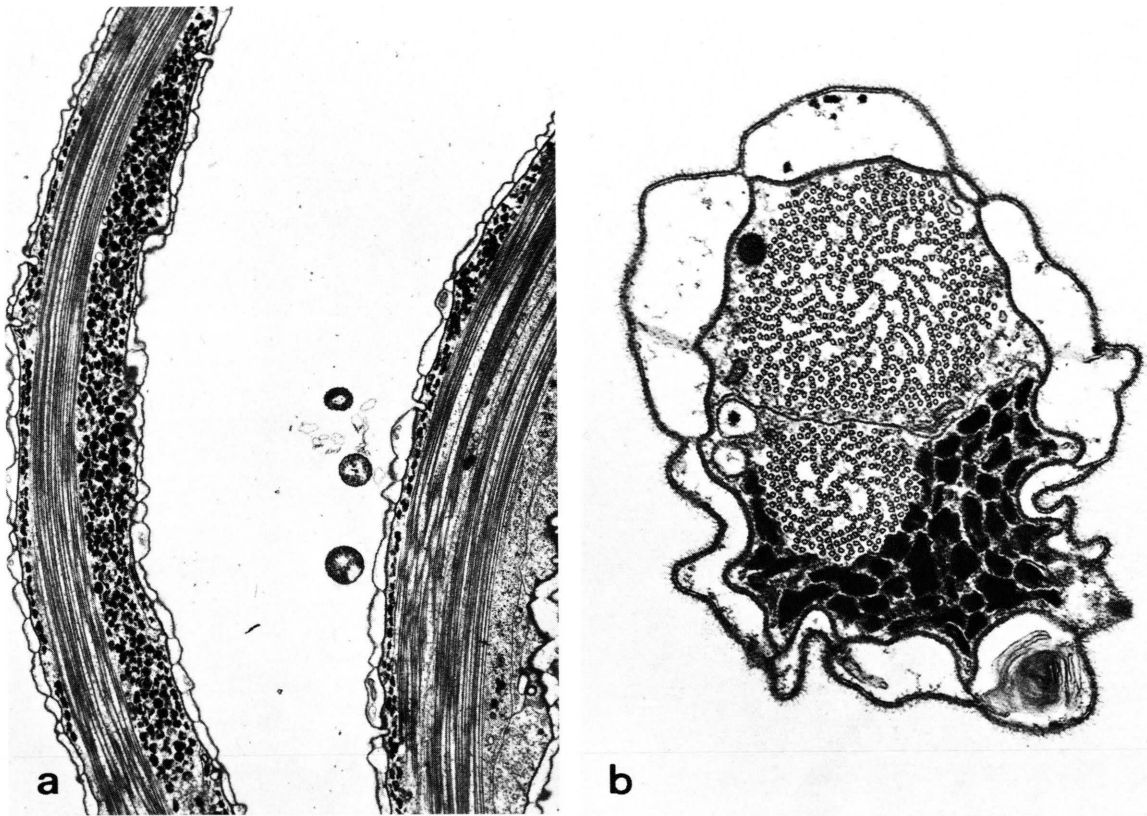


Abb. 4. Aufwärtsströmende osmiophile Granula in den Fangtentakeln (bei reichlicher Fütterung). Längs- und Querschnitt. Vergr. a 7500  $\times$ , b 30 000  $\times$ .

Eine derartige kontinuierliche Verschmelzung der beiderseitigen Zellmembranen liegt bei *Ephelota gemmipara* nach unseren bisherigen Ergebnissen auch bei der Nahrungsaufnahme nicht vor. Sie wäre bei dem als Futterorganismus verwendeten *Strombidium* auch schwer vorstellbar, denn der *Ephelota*-Freßtentakel setzt stets an dem mit adoralen Membranellen besetzten Vorderende an ([1] Abb. 12). Noch weniger dürfte eine Verschmelzung der Zellmembranen bei *Choanophrya infundibulifera*, dem Partikel-fressenden Kommensalen [12], in Frage kommen. Bei denjenigen Suktorien, deren Tentakelkopf während der Nahrungsaufnahme ein Stück weit in den Zellkörper der Beute eindringt, wäre anstelle einer „Verschmelzung“ auch eine „Verklebung“ der Wundränder der Beute mit der Tentakel-Zellmembran des Räubers denkbar.

Daß der Inhalt des Basalteils sich tatsächlich in die Beute ergießt, wird nicht nur an seiner Transparenz gegen Ende der Entladung deutlich, sondern

ist auch an der Verlagerung des Granulums\* vom Boden zum Injektionskanal hin zu erkennen. Ob es mit in das Beutecytoplasma eintritt, ist unsicher; möglicherweise erfüllt es eine Aufgabe bei der späteren Ablösung. Aller Wahrscheinlichkeit nach bewirkt das Basalteil-Sekret die Immobilisierung der Beute.

Weniger klar ist die Herkunft der Enzyme, welche die öfters beschriebene partielle Lysis des Beutecytoplasmas verursachen, die der eigentlichen Nahrungsaufnahme vorausgeht, und die auch bei *Strombidium* festzustellen ist. Rudzinska [6] vermutet, auch hierfür die Haptocysten verantwortlich machen zu können. Batisse [4] zieht dagegen die „corps osmiophiles“ in Betracht, die, zusammen mit Vesikeln, bei Einleitung der Nahrungsaufnahme im Suktoriententakel aufwärtsströmen; er bezeichnet

\* Dieses Granulum scheint auch in den Haptocysten anderer Suktorien regelmäßig vorhanden zu sein.

sie deshalb als „corps lysogènes“. Obwohl Bardeles Einwand [13], „they never reach the cytoplasm of the prey“, nicht entkräftet werden kann, geben doch Beobachtungen an *Ephelota* Anlaß, diesen Gedanken nochmals aufzugreifen:

Bei reichlichem Nahrungsangebot steigen in den Fangtentakeln von *Ephelota gemmipara* osmiophile Granula\* in großer Zahl hoch (Abb. 4), (nicht

dagegen in vergleichbarem Ausmaß in den Freßtentakeln). Die Frage nach ihrer möglichen Funktion ist in diesem Falle schwer zu beantworten. Daß sie bei *Ephelota* aufgrund des Tentakeldimorphismus nichts mit der Bildung der peritrophischen Membran des Nahrungskanals zu tun haben können, wurde schon früher hervorgehoben [1].

#### Danksagung

Die Arbeiten an marinen Suctorien wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützt. – Herrn Heiner Bauschert danke ich für die Herstellung der Zeichnung.

\* Ob diese den „osmiophilen Granula“ [3] und/oder den „corps osmiophiles“ [4] gleichgesetzt werden können, ist nicht erwiesen. Eine genaue Analyse der bei den verschiedenen Suctorien in den Tentakeln vorkommenden Granula und Vesikel fehlt bisher.

- [1] K. G. Grell u. G. Benwitz, *Protistologica* (1984), im Druck.
- [2] G. Benwitz, *Protistologica* **18**, 459–472 (1982).
- [3] C. F. Bardele u. K. G. Grell, *Z. Zellforsch.* **80**, 108–123 (1967).
- [4] M. A. Batisse, *C. R. Acad. Sc. Paris, Série D*, **265**, 1056–1058 (1967).
- [5] M. A. Rudzinska, *Proc. 5th Intern. Congr. Electron Microscopy*, **Vol. 2**, Biol. UU 12, Acad. Press 1962.
- [6] M. A. Rudzinska, *J. Cell Biol.* **25**, 459–477 (1965).
- [7] R. D. Allen u. K. Hausmann, *J. Ultrastruct. Res.* **54**, 224 (1976).
- [8] C. F. Bardele, *Z. Naturforsch.* **31c**, 190–194 (1976).
- [9] K. Hausmann, *Intern. Rev. Cytol.* **52**, 197–276 (1978).
- [10] J. Lom u. E. N. Kozloff, *J. Cell Biol.* **33**, 355–364 (1967).
- [11] C. F. Bardele, in *Transport at the Cellular Level* (M. A. Sleight u. D. H. Jennings, eds.), *Soc. Exp. Biol.* **28**, 191–208 (1974).
- [12] E. T. Hitchen u. R. D. Butler, *Z. Zellforsch.* **144**, 37–57 (1973).
- [13] C. F. Bardele, *Z. Zellforsch.* **126**, 116–134 (1972).