

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg (Morphologischer Lehrstuhl)
und dem Institut für Meereskunde der Universität Kiel

Phylogenetische Betrachtungen zur Toxizität und Nesselwirkung einiger Actinaria (Anthozoa) im Vergleich zur Morphologie ihrer Nesselkapseln

Hajo SCHMIDT und LASZLO BÉRESS

Zusammenfassung: Die Toxizität und Nesselwirkung von sieben mediterranen Aktinien unterschiedlicher taxonomischer Stellung wird untersucht und mit der Morphologie der Nesselkapseln, speziell der p-Rhabdoiden, verglichen. Obwohl die Toxizitätsunterschiede auch bei nahverwandten Arten relativ groß sind, ergeben sich folgende Befunde:

1. Die Toxizität, gemessen an der Reaktion von *Carcinus maenas* nach parenteraler Applikation von Rohtoxin, entspricht nicht der Nesselwirkung (= lokale Reaktion der menschlichen Haut bei Berührung) und dem Grad der morphologischen Differenzierung der Nesselkapseln. Es wird vermutet, daß Toxizität und Nesselwirkung durch unterschiedliche Stoffe hervorgerufen werden.

2. Arten mit morphologisch differenzierteren Nesselkapseln und starker Nesselwirkung können von Arten mit einfacher gebauten Nesselkapseln und schwacher Nesselwirkung aber mit höherer Toxizität gefressen werden. Arten mit gleichen Nesselkapseltypen können unterschiedlich toxisch sein.

3. Hohe Nesselwirkung und große, morphologisch stärker differenzierte Nesselkapseln sind die Kennzeichen ursprünglicher Aktinienarten. Phylogenetisch jüngere Aktinienarten nesseln dagegen nur schwach und weisen kleinere, weniger differenzierte Nesselkapseln aber eine größere Toxizität auf. Daraus ist zu schließen, daß die morphologische Differenzierung und die Nesselwirkung der Nesselkapseln im Verlauf der Stammesgeschichte der Aktinien reduziert und durch eine zunehmende Toxizität kompensiert wurden.

Phylogenetic consideration on approval toxicity and nettling intensity of some actinaria (anthozoa) compaired to the morphology of their nematocysts (Summary): The toxicity and nettling intensity of seven species of mediterranean sea anemones were investigated and compaired with the morphology of the nematocysts, especially the p-Rhabdoids. Though toxicity differs greatly even among closely related species, the following results were found:

1. The toxicity measured by the reaction of the crab *Carcinus maenas* after parenteral application of the crude toxin, does not correspond with the nettling intensity (= local reaction by contact of the anemone with human skin) and the degree of morphological differentiation of the nematocysts. It is supposed, that for toxicity and nettling intensity different types of chemical compounds are responsibel.

2. Species with morphological highly differenciated nematocysts exhibiting strong nettling intensities can be consumed by species with simple developed nematocysts with less nettling ability but of higher toxicity. Species with the same type of nematocysts can differ in toxicity.

3. Strong nettling intensity and large, highly differenciated nematocysts are the characteristics of original sea anemones. The nettling intensity of phylogenetic higher developped anemones corresponds phylogenetic younger actinies with weak nettling intensity. It may be concluded that the morphological differenciation and nettling intensity of the nematocysts in the course of the phylogeny were reduced and compensated for a higher toxicity.

Einleitung

Im Verlauf der Evolution der Actinaria hat sich sicher nicht nur die Morphologie (SCHMIDT, 1972) sondern vermutlich auch die Toxizität der Nesselkapseln geändert. Bisher waren Toxizität und Morphologie der Nesselkapseln separate Forschungsobjekte zahlreicher Arbeiten (u. a. HALSTEAD, 1965; SHAPIRO, 1968; BÉRESS, 1971 bzw. WEILL, 1934; WERNER, 1965; WESTFALL, 1964, 1965; SCHMIDT, 1969). Es ist daher nach wie vor unbekannt, wie groß die Toxizität der einzelnen Nesselkapseltypen ist, und ob

ein homolog bei verschiedenen Arten vorkommender Nesselkapseltypus stets das gleiche Nesselkapselgift enthält oder nicht (vgl. BOISSEAU, 1952). Anhand von wenigen Beispielen soll hier lediglich auf die offensichtlich bestehenden phylogenetischen Beziehungen zwischen der Morphologie der Nesselkapseln und der Toxizität bzw. Nesselwirkung der Actiniaria hingewiesen werden.

Material und Methode

Die Aktinien wurden lebend im Golf von Neapel gesammelt. Die Nesselkapseln wurden im Phasenkontrastmikroskop untersucht, vermessen und gezeichnet (zur Terminologie s. SCHMIDT, 1969, 1972).

Zur Toxinisierung wurde eine modifizierte Form des alkoholischen Extraktionsverfahrens von SONDERHOFF (1936) verwandt. Die weitere Reinigung des Rohtoxins erfolgte durch Auftrennung in mehrere Fraktionen durch Ionenaustauschchromatographie an CM-Sephadex C 50 (ausführliche Beschreibung s. BÉRESS, 1971). Die Toxizität der Proben wurde an der Strandkrabbe *Carcinus maenas* getestet. Einer Carcinus-einheit (CE) entspricht diejenige Toxinmenge, die innerhalb von 5 Minuten bei einem 10 g schweren *Carcinus maenas* nach parenteraler Injektion noch Extremitätenkrämpfe auslöst (BÉRESS, 1971).

Befunde

A) Die Morphologie der Nesselkapseln

Die phylogenetische Systematik der Actiniaria unterscheidet drei Stämme (Tribus): Die Boloceroïdaria, die Mesomyaria und die Endomyaria. Im Verlauf der Evolution haben die verschiedenen Nesselkapseln und die spezifischen Nesselorgane sehr unterschiedliche Abwandlungen erfahren. Die auffälligsten Unterschiede bestehen bei den morphologisch am stärksten differenzierten Nesselkapseltypen, den p-Rhabdoiden. Die anderen Nesselkapseltypen haben sich nur unwesentlich verändert und kommen wie z. B. die b-Rhabdoiden und die Spirocysten bei fast allen Aktinien in homologen Organen vor. Sie sollen daher hier nicht berücksichtigt werden. Die einfachsten Nesselkapseltypen sind die Haplonemen (Abb. 1 a). Sie treten nur sporadisch auf und kommen massiert nur in bestimmten Nesselorganen oder „Fangtentakeln“ vor (CARLGREN, 1929). Im Verlauf der Evolution wurden die p-Rhabdoiden in ihrer Kapselgröße, in der Länge und Bedornung ihres Schlauches und ihrem Vorkommen erheblich reduziert (Abb. 1, Tabelle 1). Die ursprünglichsten Aktinien sind die Boloceroïdaria. Eine deren markanteste Vertreterin ist *Alicia mirabilis*. Wie die anderen Boloceroïdaria verfügt *Alicia mirabilis* über die p-Rhabdoiden-Typen C mit besonders langem Schlauch (Abb. 1 i) und B, die für Aktinien ungewöhnlich groß sind (Abb. 1 h). Beide Nesselkapseltypen kommen in den Tentakeln und in blumenkohlartigen entodermal-ausgestülpten Blasen (Vesikel) vor. Diese Vesikel haben ein stark verdicktes Ektoderm und bedecken die gesamte Körperoberfläche des kontrahierten Tieres. Sie stellen in ihrer Art einzigartige Nesselorgane verschiedener Boloceroïdaria dar. p-Rhabdoiden B kommen in unterschiedlicher Form auch im Pharynx und in den Filamenten vor (Tabelle 1). p-Rhabdoiden A fehlen dagegen vollständig.

Die Mesomyaria sind eine Gruppe sehr unterschiedlicher Aktinienarten, die keine p-Rhabdoiden C haben, sondern nur über p-Rhabdoiden B oder B und A verfügen. Kennzeichen der ursprünglichen Mesomyaria sind besondere Nesselorgane in Form von Akontien. Es handelt sich um fadenförmige Gebilde, die an den unteren Septenrändern ansitzen und bei Reizung durch besondere Poren im Mauerblatt oder den Tentakelenden oder durch die Mundöffnung ausgeschleudert werden. Die in den

Tabelle 1
Vorkommen von p-Rhabdoiden in:

Art	Stamm (Tribus)	Tent.	Mauerbl. + Vesikel	Mesent- Fila- mente	Akontien	Toxizität in CE	Nesselwirkung
<i>Alicia mirabilis</i>	Boloceroidaria	B + C	B + C	B	keine Ak.	128	sehr stark
<i>Aiptasia mutabilis</i>	Mesomyaria	B	B	B	B	—	stark
<i>Adamsia palliata</i>	Mesomyaria	—	—	B	—	128	sehr schwach
<i>Calliactis parasitica</i>	Mesomyaria	—	—	B	—	1 024	sehr schwach
<i>Cribrinopsis crassa</i>	Endomyaria	—	—	A	keine Ak.	1 024	sehr schwach
<i>Condylactis aurantiaca</i>	Endomyaria	—	—	A	keine Ak.	512	sehr schwach
<i>Anemonia sulcata</i>	Endomyaria	—	—	A	keine Ak.	512	schwach

Akontien vorkommenden p-Rhabdoiden sind die größten der jeweiligen Art (Abb. 10c bis g). Im Verlauf der Stammesgeschichte der Mesomyaria treten erstmals p-Rhabdoiden A auf während die p-Rhabdoiden B merklich reduziert werden. Bestimmte Formen treten nicht mehr im Pharynx und in den Mesenterialfilamenten auf. In den Tentakeln kommen schließlich keine p-Rhabdoiden B mehr vor (Tabelle 1). Auch in den Akontien werden die p-Rhabdoiden reduziert: sie fehlen entweder ganz wie z. B. bei den Hormathiiden *Calliactis parasitica* und *Adamsia palliata* (Tabelle 1) oder werden nur bei jugendlichen Individuen angelegt, wie z. B. bei *Metricaria senile*. Die Mesomyaria, die schon über p-Rhabdoiden A verfügen, haben in den Akontien wesentlich kleinere, kürzer bewaffnete p-Rhabdoiden B, wie z. B. *Telmatactis forskalii* (Abb. 1c), *Cereus pedunculatus* (Abb. 1d) oder *Sagartia troglodytes* (Abb. 1e), als die ursprünglicheren Mesomyaria wie z. B. *Aiptasiogeton comatus* (Abb. 1f) oder *Aiptasia mutabilis* (Abb. 1g). Die „jüngsten“ Mesomyaria haben schließlich überhaupt keine Akontien mehr (SCHMIDT, 1972).

Die Endomyaria sind von den Mesomyaria abzuleiten. Sie haben mit ganz wenigen Ausnahmen, die sehr kleine p-Rhabdoiden B in den Mesenterialfilamenten haben (SCHMIDT, 1969), ausschließlich p-Rhabdoiden A (Abb. 1b), die von den drei p-Rhabdoidentypen am wenigsten differenziert sind (vgl. Abb. 1b—i). Als besondere Nesselorgane treten bei einigen Endomyaria sogenannte Randblasen oder Akrorhagi auf, die vornehmlich mit Haplonemen (Abb. 1a), den äußerst einfach gebauten Nesselkapseltypen bestückt sind.

B. Nesselwirkung, Toxizität und gegenseitige Toleranz der Aktinien

Unter Nesselwirkung ist die spürbare Reaktion an der menschlichen Haut bei Berührung der Aktinien zu verstehen. Sie kann in leichtem Hautjucken mit oder ohne nachfolgendem Erythem oder in urtikariaartigen Blasen unter Umständen mit nachfolgender Hautläsion bestehen. Da die Hautreaktionen individuell verschieden sind, handelt es sich bei den obenstehenden Angaben (Tabelle 1) um subjektive Erfahrungen.

Die stärkste Nesselwirkung zeigt *Alicia mirabilis* (Tabelle 1), die diejenige von Brennnesseln (*Urtica dioica*) deutlich übertrifft. Blasenbildung ist die Regel, teilweise auch

Tafel 1 (zu H. Schmidt u. L. Béress)

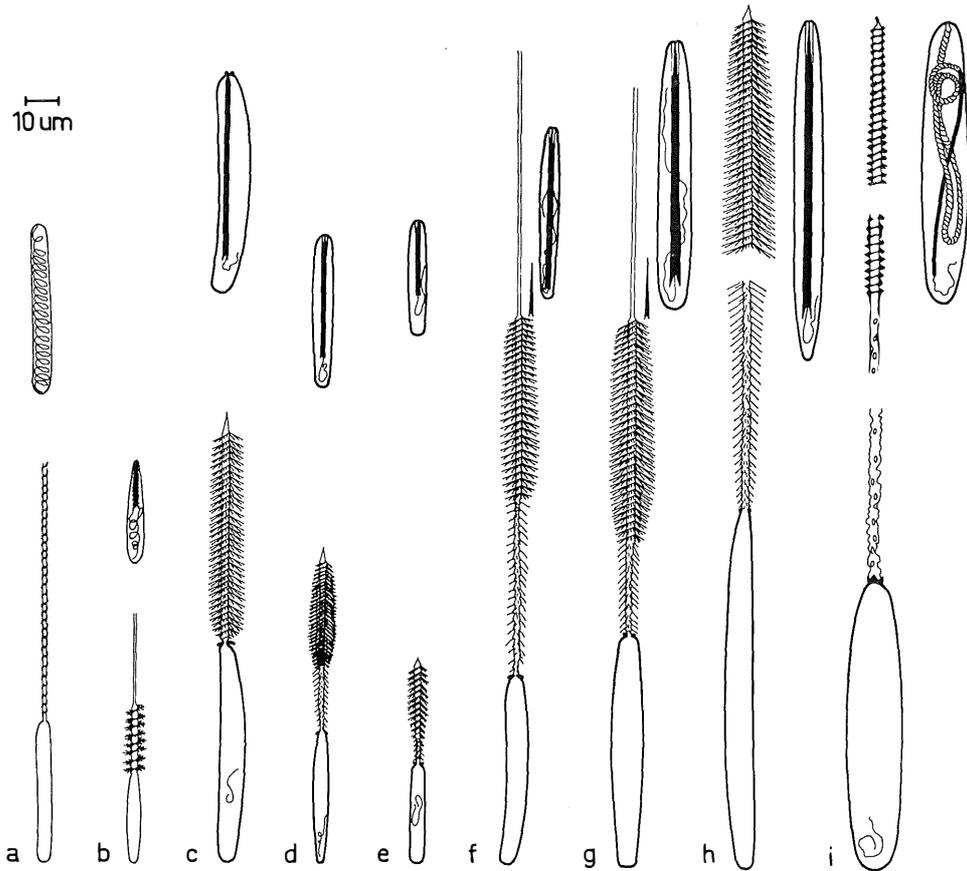


Abb. 1: a) Haploneme aus den Akrorhagen von *Anemonia sulcata* (Endomyaria). b) p-Rhabdoide A aus den Mesenterialfilamenten von *Cribrinopsis crassa* (Endomyaria). c) p-Rhabdoide B aus den Akontien von *Telmatactis forskalii* (Mesomyaria). d) p-Rhabdoide B aus den Akontien von *Cereus pedunculatus* (Mesomyaria). e) p-Rhabdoide B aus den Akontien von *Sagartia troglodytes* (Mesomyaria). f) p-Rhabdoide B aus den Akontien von *Aiptasiogeton comatus* (Mesomyaria). g) p-Rhabdoide B aus den Akontien von *Aiptasia mutabilis* (Mesomyaria). h) p-Rhabdoide B aus den Vesikeln von *Alicia mirabilis* (Boloceroidea). i) p-Rhabdoide C aus den Vesikeln von *Alicia mirabilis* (Boloceroidea): Schlauch vier- bis sechsmal so lang wie die Kapsel.

Hautläsion. *Aiptasia mutabilis* hat ebenfalls eine starke Nesselwirkung, die unter Umständen zur Blasenbildung führt. Bei allen anderen untersuchten Aktinien besteht die Nesselwirkung nur in leichtem Kleben, teilweise in leichtem Hautjucken, dem nur bei *Anemonia sulcata* ein leichtes Erythem folgen kann.

Mit Ausnahme von *Aiptasia mutabilis* konnten in allen Aktinien mit dem Rohtoxin von *Anemonia sulcata* vergleichbare, toxische Substanzen angereichert werden, die auf *Carcinus maenas* eine ähnliche lähmende Wirkung ausübten, wie das Rohtoxin von *Anemonia sulcata* (s. BÉRESS, 1971). In allen Fällen waren diese Toxine bei fünfminütigem Erwärmen ihrer wässrigen Lösung bei pH = 6 bis auf 100°C hitzeresistent, und sie waren, analog dem Rohtoxin von *Anemonia sulcata*, nicht dialysierbar. Eine chemische Verwandtschaft zu den Rohtoxinen von *Anemonia sulcata* wird vermutet.

Die hier angegebenen Toxizitätswerte erheben keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit. Sie zeigen aber, daß die Toxizität nicht der Nesselwirkung und dem Ausmaß der morphologischen Differenzierung der Nesselkapseln entspricht (Abb. 1, Tabelle 1). Mit diesen Befunden stimmen sehr gut einige teils am Standort teils im Aquarium angestellten Beobachtungen überein. Die stark „bewaffnete“ und stark nesselnde aber relativ schwach toxische *Alicia mirabilis* wird von der sehr schwach nesselnden aber stark toxischen *Cribrinopsis crassa* ohne Umstände verspeist, obwohl sie über wesentlich einfachere Nesselkapseln verfügt. Ähnliche Beobachtungen konnten auch an anderen Arten gemacht werden. So frißt z. B. *Bunodactis verrucosa* (nahe verwandt mit *Cribrinopsis*) *Aiptasia diaphana*. Innerhalb der Endomyaria sind offenbar Arten mit Haplonemen in den Randbläschen Arten ohne diese spezifischen Nesselkapseln überlegen. So wird *Bunodactis verrucosa* (ohne Haplonemen) von *Anthopleura rubripunctata* (mit Haplonemen) gefressen. Von *Anemonia sulcata* ist bekannt, daß sie keine anderen Aktinienarten am natürlichen Standort neben sich duldet (SCHMIDT, 1972). Wie wir bei der Untersuchung verschiedener Körperbestandteile von *Anemonia sulcata*, die teils über unterschiedliche Nesselkapseltypen verfügen, gesehen haben (s. BÉRESS, 1971), geht von den Randblasen, die der einzige Sitz spezifischer Haplonemen sind, die mit Abstand größte toxische Wirkung aus. Aus den Beobachtungen von ABEL (1954) an *Actinia equina* geht hervor, daß die Akrorhagen sogar zum Angriff auf andere Aktinien benutzt werden.

Diskussion und Schlußfolgerungen

Zur Toxizität der einzelnen Aktinienarten ist zu sagen, daß große artliche Unterschiede bestehen und zwar auch bei Arten mit vollkommen identischen Nesselkapseltypen. Die hohe Toxizität von *Cribrinopsis crassa* z. B. beruht eventuell nicht zuletzt darauf, daß diese Art im Vergleich zu *Condylactis aurantiaca* wesentlich größere Nesselkapseln hat (s. SCHMIDT, 1972, Abb. 36). Die großen Unterschiede zwischen den nahverwandten Arten *Calliactis parasitica* und *Adamsia palliata* können dagegen kaum mit unterschiedlichen Nesselkapselgrößen erklärt werden. Da beide Arten normalerweise identische Nesselkapseltypen haben, muß angenommen werden, daß artliche Unterschiede in der Toxizität morphologisch gleicher Nesselkapseltypen möglich sind. Der große Unterschied kann aber auch in der Tatsache liegen, daß *Calliactis parasitica*, wie zwar nicht bei den hier untersuchten aber bei anderen Individuen beobachtet (SCHMIDT, 1969), unter Umständen in der Lage ist, Haplonemen in den Tentakeln auszubilden. Die Mesomyaria sind eine sehr heterogene Gruppe, da sich im Verlauf ihrer Stammesgeschichte die Aktinien am meisten verändert haben. So konnte bei *Aiptasia mutabilis*, einer frühen Mesomyarie, keine Toxizität nachgewiesen werden, während *Cereus pedunculatus*, eine jüngere Mesomyarie, vermutlich eine hohe Toxizität aufweist, da er imstande ist, *Actinia equina*, eine Endomyarie, erheblich zu nesseln. Im ganzen gesehen, heben sich aber die Endomyaria gegenüber den frühen Mesomyaria und den Boloceroidea als die toxischere Gruppe hervor. Obwohl die Untersuchungen

an sieben Aktinienarten nicht ausreichen, um entgütige Schlußfolgerungen zu ziehen, zeichnet sich doch der phylogenetisch interessante Aspekt ab, daß morphologisch differenziertere Nesselkapseln, wie die p-Rhabdoiden C und B, und starke Nesselwirkung plesiomorphe Merkmale ursprünglicher Aktinienarten sind, während im Verlauf der Stammesgeschichte die morphologische Differenzierung und die Nesselwirkung offenbar in dem Maße an Bedeutung verloren, wie die Toxizität zunahm. Bei *Anemonia sulcata* konnte gezeigt werden (BÉRESS, 1971), daß die morphologisch am wenigsten differenzierten Haplonemen die größte toxische Wirkung hatten. Sehr wahrscheinlich sind auch die Haplonemen der „Fangtentakeln“ einiger Mesomyaria toxischer und somit effektiver als andere Nesselkapselarten. Gestützt wird diese Vermutung durch die Beobachtungen von RIEMANN-ZÜRNECK (1969), daß „Fangtentakeln“ nur zu bestimmten Zeiten und unter bestimmten Bedingungen (Hunger) gebildet werden. Offenbar sind einige Aktinien in der Lage, ein mangelhaftes Nahrungsangebot durch die Ausbildung längerer Tentakeln mit wirkungsvolleren Nesselkapseln besser zu nutzen.

Im Gegensatz zur Vermutung von CUTRESS (in HALSTEAD, 1965) ist demnach von den p-Rhabdoiden nicht die größere Giftwirkung sondern eventuell die größere Nesselwirkung zu erwarten. Die Nesselwirkung wird vermutlich durch andere Substanzen hervorgerufen als die Giftwirkung.

Literaturverzeichnis

- ABEL, E. F. (1954): Ein Beitrag zur Giftwirkung der Aktinien und Funktion der Randsäckchen. Zool. Anz. **153**, 259—268.
- BÉRESS, L. und R. BÉRESS (1971): Reinigung zweier krabbenlähmender Toxine aus der Seeanemone *Anemonia sulcata*, Kieler Meeresforsch., **27**, 117—127.
- BOISSEAU, J. P. (1952): Recherches sur l'histochemie des Cnidaires et de leurs nématocystes. Bull. Soc. Zool. France **67**, 151—169.
- CARLGRÉN, O. (1929): Über eine Actiniariengattung mit besonderen Fangtentakeln. Zool. Anz. **81**, 109—113.
- HALSTEAD, B. W. (1965): Poisonous and venomous marine animals of the world. U.S. Gov. Print. Off. Washington, D.C., Vol. I.
- RIEMANN-ZÜRNECK, K. (1969): Sagartia troglodytes (Anthozoa) Biologie und Morphologie einer schlickbewohnenden Aktinie. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. **12**, 169—230.
- SHAPIRO, B. I. (1968): Purification of a toxin from tentacles of the anemone *Condylactis gigantea*. Toxicon **5**, 253.
- SCHMIDT, H. (1969): Die Nesselkapseln der Aktinien und ihre differentialdiagnostische Bedeutung. Helgoländer wiss. Meeresunters. **19**, 284—317.
- SCHMIDT, H. (1972): Prodrömus zu einer Monographie der mediterranen Aktinien, im Druck 1972.
- SONDERHOFF, R. (1936): Über das Gift der Seeanemonen. I. Ein Beitrag zur Kenntnis der Nesselgifte. Ann. Chem. **525**, 138.
- WEILL, R. (1934): Contribution a l'étude des Cnidaires et leurs nématocystes. I. Recherches sur les nématocystes. II. Valeur taxonomique du cnidom. Trav. Stn. zool. Wimereux **10/11**, 1—701.
- WERNER, B. (1965): Die Nesselkapseln der Cnidaria, mit besonderer Berücksichtigung der Hydroidea. I. Klassifikation und Bedeutung für die Systematik und Evolution. Helgoländer wiss. Meeresunters. **12**, 1—39.
- WESTFALL, J. A. (1964): Fine structure and development of nematocysts in the tentacle of *Metridium*. Am. Zool. **4**, 435.
- WESTFALL, J. A. (1965): Nematocysts of the sea anemone *Metridium*. Am. Zool. **5**, 377—393.