

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Wissenschaftlicher Film O 1181/1975

**Verhaltensweisen der Rippenqualle
Pleurobrachia pileus (Ctenophora)**

Begleitveröffentlichung von

Dr. W. GREVE, Helgoland

Mit 1 Abbildung

GÖTTINGEN 1975

Verhaltensweisen der Rippenqualle *Pleurobrachia pileus* (Ctenophora)

W. GREVE, Helgoland

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Dem Organisationsgrad des Nervensystems eines Organismus entspricht im allgemeinen die Komplexität der Verhaltensweisen. Zwischen den sehr einfach strukturierten Schwämmen und den mit einem einfachen Zentralnervensystem ausgestatteten primitiven Bilateriern repräsentieren die meisten Coelenteraten eine Organisationsstufe, auf der ein subepithelialer Nervenplexus die einzige Innervierung darstellt. Dementsprechend gering können die Ansprüche an die Reaktionsweisen der meisten Coelenteraten sein.

Um so überraschender ist es, daß einige der pelagisch lebenden Organismen (an die kriechenden Ctenophoren sei hier nur erinnert) beim Beutefang sehr komplexe Verhaltensweisen entwickelt haben. Eine dieser komplizierten Verhaltensweisen ist der Tentakelfang, wie ihn *Pleurobrachia pileus* und die Calcyphore *Muggiaea atlantica* (MACKIE und BOAG [8]) auf ganz verschiedene Weise entwickelt haben. Gemeinsam ist der Rippenqualle und der Staatsqualle, daß die Fangfäden bzw. Tentakel der Fangpolypen in einer weiten horizontalen Schleife ausgelegt werden. Damit wird in den Weg des meistens horizontal wandernden Zooplanktons ein in der Funktion spinnennetzähnliches Fangorgan gelegt, das auf stammestypische Weise von der daran haften bleibenden Beute befreit wird. MACKIE und BOAG nennen das so ausgelegte Netz ein „Veronica display“.

Die Rippenquallen haben mit ihren Lokomotionsorganen, den Wimperkämmen, ein eigentümliches und sehr wirkungsvolles System der Fortbewegung entwickelt. Schnelle Richtungsänderungen, Rotationen um die Körperachse, Vorwärts- und Rückwärtsschwimmen in den unter-

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 9 u. 10.

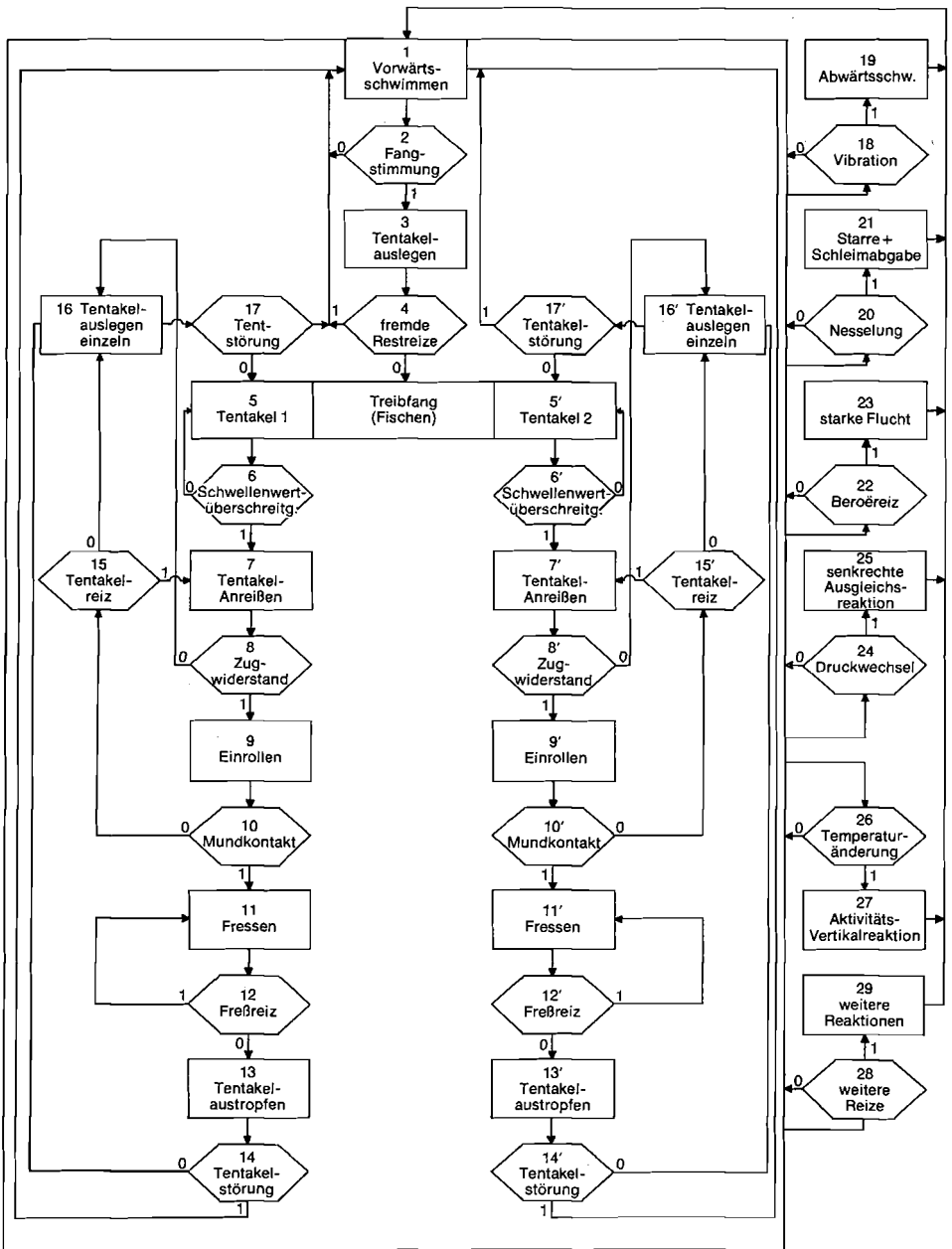


Abb. 1. Flußdiagramm der Verhaltensweisen von *Pleurobrachia pileus*.
Hauptteil (eingerahmt): Fangverhalten; rechts: Fluchtreaktionen

(Nach GREVE [1], verändert)

Erläuterungen zu Abb. 1:

- 1 *Vorwärtsschwimmen*. Die Tentakel sind weitgehend kontrahiert.
- 2 *Fangstimmung*. Abhängig vom Ernährungszustand und Außenreizen.
- 3 *Tentakelauslegen*. Nach einer Beschleunigungsphase beginnt bei ausreichender Geschwindigkeit das Kurvenschwimmen, während eine Streckungszone vom Ende des Tentakels aus zum Körper hin mit dem schwimmenden Tier mitwandert, so daß die Tentakel quasi durch die Reibung im Wasser darin verankert werden.
- 4 *fremde Restreize*. Z.B. ein vorhergehender Kontakt mit *Beroë gracilis*.
- 5 *Tentakel*. Die eigentliche Phase des „Normalverhaltens“. Das „Fangnetz“ ist bereit Beute festzuhalten, der Körper wird durch langsame Wimpernschläge vor dem Absinken bewahrt.
- 6 *Schwellenüberschreitung*. Je nach Sättigung, Störungshäufigkeit und Intensität des Reizes erfolgt die Reaktion unter unterschiedlichen Bedingungen.
- 7 *Tentakel-Anreißen*. Kontraktion eines Tentakel oder Tentakelteils für einen sehr kurzen Zeitraum.
- 8 *Zugwiderstand*. Durch postulierte Proprioceptoren kann *Pleurobrachia pileus* die Erhöhung der Reibung des Tentakels im Wasser feststellen und dadurch am Fangfaden haftende Partikel erkennen.
- 9 *Einrollen*. Rotation um eine Körperachse, die den Tentakel mit der Beute zum Mund bringt. Die Steuerung dieser Rotation dürfte durch die parallel zur Rotationsachse liegenden Polfelder erfolgen.
- 10 + 11 *Mundkontakt und Fressen*. Bei Berührung des Mundinnenbereiches flimmert *Pleurobrachia pileus* fast alle Partikel ein (im Experiment auch Algenstücke, Holzkohle u. a.).
- 12 *Freßreiz*. Der Prozeß des Einfimmerns dauert so lange an, wie ein Fremdpartikel im Mund wahrgenommen wird.
- 13 *Tentakelaustropfen*. Der Tentakel wird aktiv ausgeflimmert, durch Kontraktion zur Tentakeltaschenöffnung hingezogen, durch Wimpernschläge der Lokomotionsorgane am Körper entlangtransportiert, durch Vorwärtsschwimmen im Wasser vom Körper herabgespült.
- 14 *Tentakelstörung*. Wie in 8 wird wahrscheinlich vornehmlich über den Wasserwiderstand des Tentakels wahrgenommen, ob der Tentakel frei durchs Wasser gleitet.
- 15 *Tentakelreiz*. Nach erfolglosen Einrollversuchen kann *Pleurobrachia pileus* wahrnehmen, ob sich noch Beute am Tentakel befindet. Dann erfolgt eine Überprüfung durch Tentakelanreißen, was erneut, besonders bei aktiven Beuteorganismen, zu einer mehrfachen Folge, 7-8-9-10-15-7 usw. führt, bis der Beuteorganismus ermüdet ist und gefressen werden kann.
- 16 *Tentakelauslegen, einzeln*. Die Tentakeldehnung erfolgt manchmal auch ohne horizontal geschwommene Kurve, wenn Störungen durch den anderen Tentakel oder andere vorhanden sind.
- 17 *Tentakelstörung*. Siehe 14.
- 18 *Vibration*. Schwingungen von 10—20 Hertz nach HORRIDGE [3].
- 19 *Abwärtsschwimmen*. Abwärts gerichtetes Vorwärtsschwimmen.
- 20 *Nesselung*. Kontakt mit Cnidariergift.

- 21 *Starre + Schleimabgabe.* Vom gesamten Körper hebt sich eine Schleimwolke ab, während die Cilien flimmernd rechtwinklig vom Körper abstehen.
 - 22 *Beroëreiz.* Berührung durch den Mundbereich einer *Beroë*.
 - 23 *starke Flucht.* Eine Flucht, die ein mehrfaches Tentakelauslegen mit erneuter Flucht einschließen kann.
 - 24 *Druckwechsel.* Schwankungen um 50 Millibar nach KNIGHT-JONES & QUASIM [5] und RICE [9].
 - 25 *senkrechte Ausgleichsreaktion.* Z. B.: Vorwärtsschwimmen abwärts bei Druckerniedrigung.
 - 26 *Temperaturänderung.* Schwankungen um 2°—4° C.
 - 27 *Aktivitäts-Vertikalreaktion.* Änderung der Schlagfrequenz, Tentakelverkürzung und Aufwärtsschwimmen bei Temperaturerniedrigung sowie Abwärtsschwimmen bei Temperaturerhöhung.
 - 28 *weitere Reize.* Z. B. mechanische Reize u. a.
 - 29 *weitere Reaktionen.* Rückwärtsschwimmen u. a.
-

schiedlichsten Geschwindigkeiten ermöglichen die acht Wimperkammlinien der *Pleurobrachia pileus*. Neben diesem Erfolgsorgan hat *Pleurobrachia pileus* noch die Möglichkeit, ihre Tentakel zu dehnen oder zu kontrahieren. Dabei besteht die Möglichkeit, sowohl beide Tentakel in ihrer gesamten Länge gleichzeitig als auch Abschnitte eines Tentakels alleine zu kontrahieren, ja sogar der einzelne Fangfaden reagiert auf einen Reiz durch Muskelkontraktionen. Das dritte wichtige Erfolgsorgan der *Pleurobrachia pileus* ist der Mundpharynx, der muskulös ausgedehnt und durch sein Cilienepithel gefüllt oder entleert werden kann. Diesen drei Erfolgsorganen steht eine Anzahl von Rezeptoren für die verschiedensten Reize zur Verfügung. Nur ein Teil konnte bisher mit Sicherheit erkannt werden. Im übrigen postuliere ich im folgenden bestimmte Sensibilitäten. So befinden sich Mechanorezeptoren nicht nur in der Statocyste (KRISCH [6]), sondern auch in den Tentakeln und Fangfäden als Propriozeptoren (STORCH [10]). In den Polfeldern müssen Mechanorezeptoren als „Strömungsmesser“ vorkommen, um den Verhaltensablauf der *Pleurobrachia pileus* beim Einrollen zu ermöglichen. Zu den Mechanorezeptoren im Statocysten- und Tentakelbereich kommen weitere zumindest im Mundbereich. Die dort sicherlich ebenfalls lokalisierten Chemorezeptoren scheinen auf die Auflösung des Einflimmerns von Fremdpartikeln keinen wesentlichen Einfluß zu haben. Eine große Rolle spielen die Chemorezeptoren jedoch bei der Erkennung von Feindorganismen. *Pleurobrachia pileus* scheint sogar in der Lage zu sein, bei der Berührung eines Fangfadens durch eine junge *Beroë gracilis* diese zu erkennen, um in einem spezifischen Fluchtverhalten zu entkommen.

Die von HORRIDGE [2], [4] beschriebenen Photorezeptoren sind umstritten (KRISCH [6]), und im Verhalten von *Pleurobrachia pileus* wurde keinerlei Reaktion auf Licht eindeutig nachgewiesen.

Die Temperaturrezeption und Druckrezeption sind nachgewiesen, aber noch nicht lokalisiert.

Durch die einfache Struktur des Nervennetzes der *Pleurobrachia pileus* und die geringe Anzahl von Erfolgsorganen ist es möglich, das gesamte Verhalten modellhaft in einem Flußdiagramm zu beschreiben (GREVE [1]) (Abb. 1).

Zur Entstehung des Films

Die Aufnahmen wurden im Sommer 1969 und 1970 in der Meeresstation der Biologischen Anstalt Helgoland durchgeführt. Das Tiermaterial stammte aus der Nordsee bei Helgoland und war vor den Aufnahmen mehrere Wochen im Laboratorium gehalten worden.

Erläuterungen zum Film¹

Fangverhalten

Die Ctenophore *Pleurobrachia pileus* ist ein weit verbreiteter mariner Räuber, der von Kleinkrebsen, Evertebratenlarven und anderen pelagischen Kleinorganismen lebt. Sie erbeutet diese mit Hilfe ihres hochdifferenzierten Tentakelapparates. Nach schnellem Einziehen der Tentakel werden sie zum Beutefang erneut ausgelegt. Auf eine horizontal geschwommene Schleife folgt eine Vertikaldrehung des Körpers. Das treibende Fangnetz bildet eine Falle für die hineinschwimmenden Planktonorganismen.

Der einzelne Tentakel besteht aus dem Hauptstamm und den Fangfäden.

Das in die Fangfäden geratene Beuteobjekt reizt den Tentakel, der ruckartig kontrahiert wird. Durch Drehbewegungen um ihre Querachse wickelt die Rippenqualle den Tentakel um ihren Körper.

Die Schlagfrequenz der Cilien wird nach einem Beutereiz stark erhöht.

Die über den Mund gewickelten Tentakel werden eingeflimmert, und die anhaftende Beute gelangt so in den Pharynx.

Pleurobrachia nimmt durch rhythmisches Kontrahieren der Tentakel wahr, ob sich der Reibungswiderstand der Fangfäden im Wasser durch festgeklebte Partikel erhöht hat.

Gleichzeitig dient dieses elastische Rucken, wie beim Angeln, zur Ermüdung der Beute.

Durch diese Verhaltensweise werden Organismen, die sich nicht stark bewegen, wie diese Seezungenlarve, als Beute erkannt.

Auf die Kontraktion des Tentakels folgt die Körperrotation.

Die an den Mund herangeführte Seezungenlarve wird in den Pharynx eingeflimmert.

¹ Wortlaut des im Film gesprochenen Kommentars. Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

Nach dem Ablösen der Beute im Pharynx zieht sich der Tentakel durch Kontraktion aus dem Mund. Gleichzeitig unterstützt *Pleurobrachia* diesen Vorgang durch Flimmern des Pharynxepithels und durch eine Beschleunigung des Wimpernschlages. Dadurch erreicht das Tier die notwendige Geschwindigkeit für das Auslegen des Tentakels in einer horizontalen Bahn. Während ein Tentakel eingerollt wird, bleibt der andere als Fangnetz ausgelegt. Diese unterschiedliche Tentakelfunktion ermöglicht der Rippenqualle ein rationelles Fangverhalten.

Fluchtreaktionen

Der Treibfang von *Pleurobrachia* kann durch Störungen, wie dieses Anstoßen, für kurze Zeit unterbrochen werden.

Die spontane Unterbrechung des Fischens durch Tentakelkontraktion und Abwärtsschwimmen ist typisch für die Wärmeflucht. Im natürlichen Biotop erreicht die Rippenqualle die tieferliegenden kälteren Wasserschichten; im Experiment aber den Sandboden des Kulturgefäßes.

Starke mechanische oder thermische Reize führen zu Orientierungsstörungen beim Schwimmen und zum Zurückziehen der Tentakeln bis in die Tentakeltaschen. Hindernissen kann *Pleurobrachia* durch Rückwärtsschwimmen ausweichen. Die Schlagfrequenz der Wimpern ist beim gestörten Tier deutlich erhöht.

Bei Berührung mit der Scyphomeduse *Cyanea capillata* flüchtet die Rippenqualle.

Wird sie gefangen, sondert sie eine Schleimschicht ab, die den nesselnden Tentakel der *Cyanea* von ihrem Körper abhebt. Stark geschädigt, erkennbar am Wimpernflimmern, kann sie so ihrem Räuber entkommen.

Beroë gracilis, eine andere Rippenqualle, ist auf den Fang von *Pleurobrachia pileus* spezialisiert. Bei der geringsten Berührung erkennt *Pleurobrachia* ihren Feind und zeigt ihre schnellste Fluchtreaktion.

Literatur

- [1] GREVE, W.: Zur Ökologie der Ctenophore *Pleurobrachia pileus* FABR. Mat. nat. Diss. Kiel 1969.
- [2] HORRIDGE, G. A.: Presumed photoreceptive cilia in a ctenophore. Quart. J. mar. Sci. **105** (1963), 311—317.
- [3] HORRIDGE, G. A.: Some recently discovered underwater Vibration Receptors in Invertebrates. Some Contemporary Studies in Marine Science Ed. Barnes George Allen and Unwin London 1966, 395—405.
- [4] HORRIDGE, G. A.: Statocysts of medusae and evolution of stereocilia. Tissue and Cell **1** (1969), 341—353.
- [5] KNIGHT-JONES, E. W., and S. Z. QUASIM: Responses of some marine plankton animals to changes in hydrostatic pressure. Nature **175**, London 1955, 191—192.
- [6] KRISCH, B.: Über das Apikalorgan (Statocyste) der Ctenophore *Pleurobrachia pileus*. Z. Zellforsch. **142** (1973), 241—262.
- [7] KÜHL, W.: Rippenquallen beim Beutefang. Natur und Museum **4** (1932), 130—133.

- [8] MACKIE, G. O., and D. A. BOAG: Fishing, Feeding and Digestion in Siphonophores. Publ. Staz. Zool. Napoli **33** (1963), 178—196.
- [9] RICE, A. L.: Observations on the effect of changes of hydrostatic pressure on the behaviour of some marine Animals. Journ. of the Mar. Biol. Ass. of the U. K. **44** (1964), 163—175.
- [10] STORCH, V., u. a.: Zur Entwicklung der Kolloblasten von *Pleurobrachia pileus* (Ctenophora). Mar. Biol. **28** (1974), 215—219.

Anschrift des Verfassers:

Dr. W. GREVE, Biologische Anstalt Helgoland, Meeresstation, D-2192 Helgoland.

Angaben zum Film

Der Film wurde 1975 veröffentlicht und ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Tonfilm, 16 mm, schwarzweiß, 60 m, 5¹/₂ min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden in den Jahren 1969 und 1970. Veröffentlichung aus der Biologischen Anstalt Helgoland, Dr. W. GREVE, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Dr. H.-K. GALLE; Aufnahme und Schnitt: R. DRÖSCHER.

Inhalt des Films

Die Rippenqualle *Pleurobrachia pileus* wird zunächst beim Treibfang, sodann beim Auslegen des Netzes und beim Einholen der Beute vorgestellt. Dabei sind die einzelnen Verhaltensphasen, das Anrucken der Tentakel, das Einrollen in den Tentakel, das Einfimmern der Beute und das Wieder- auslegen des Tentakels zu sehen.

Das Ende des ersten Filmteils über das Fangverhalten bilden zwei Einstellungen, in denen gezeigt wird, wie die Tentakel unabhängig voneinander gesteuert werden können. In einem zweiten Teil wird zunächst eine verhaltensgestörte *Pleurobrachia pileus* bei verschiedenen Stadien der Wärmeflucht gezeigt. Dabei wird auch das Rückwärtsschwimmen von *Pleurobrachia pileus* demonstriert. Weitere Einstellungen zeigen die Reaktion von *Pleurobrachia pileus* auf zwei Feinde: *Cyanea capillata* und *Beroë gracilis*.

Summary of the Film

The film begins by showing the comb jelly *Pleurobrachia pileus* as it drifts in the water. The tentacles are outstretched. Next comes the spreading out of the nets into fishing positions and the capture of the prey. Thereby is shown the individual response phases, that is, the whipping action of the tentacles, the rolling of the body into the tentacles, the ciliary action which brings the prey into the mouth and the spreading out again of the tentacles into a fishing position. The end of the first part of the film on capture-behaviour contains two points which demonstrate how the tentacles are able to be controlled independently of one another.

In the second part of the film the response of a *Pleurobrachia pileus* to an external stimulus is shown. The fleeing response due to high temperature includes a good example of the reverse-swimming movements of *Pleurobrachia pileus*. Other frames of the film show the reaction of *Pleurobrachia pileus* to two enemies: *Cyanea capillata* and *Beroë gracilis*.

Résumé du Film

La cténaire *Pleurobrachia pileus* est présentée tout d'abord lorsqu'elle pourchasse sa proie, puis tend le filet et enfin rattrappe sa proie. On peut voir les diverses phases du comportement: l'avancement des tentacules, l'enroulement dans le tentacule, l'ingestion à l'aide des poils vibratils et le redéroulement du tentacule.

La fin de la première partie du film concernant le comportement lors de la capture comporte deux prises de vues dans lesquelles est montré comment les tentacules peuvent être mûs indépendamment l'un de l'autre.

Dans une deuxième partie, on voit tout d'abord une *Pleurobrachia pileus* perturbée dans son comportement, à divers stades de sa fuite loin de la chaleur. La nage en arrière de la *Pleurobrachia pileus* est démontrée à cette occasion. D'autres prises de vues montrent la réaction de la *Pleurobrachia pileus* vis-à-vis de deux ennemis: la *Cyanea capillata* et la *Beroë gracilis*.

Film C 1181 Verhaltensweisen der Rippenqualle
***Pleurobrachia pileus* (Ctenophora)**

Ergänzung der Begleitveröffentlichung, Ausgabe 1975

English Version of the Spoken Commentary¹

Fangverhalten

(Fishing Behaviour)

The ctenophore *Pleurobrachia pileus* is a widely distributed marine predator, which lives from small crustaceans evertbrate larvae and other pelagic organisms. *Pleurobrachia* catches these organisms with the help of its well-developed tentacle apparatus.

After a fast drawing-in of the tentacles, they are once more spread out for prey-catching. A vertical curve of the body follows a veronica display. The drifting catching net builds a trap for the plankton organisms which swim into it.

The single tentacles consist of the main branch and the catching threads.

The prey, caught in the catching threads, stimulates the tentacles, which are then jerkily contracted. By rotations around its transverse axis the comb jelly wraps its tentacles around its body.

After a prey stimulus, the beating frequency of the cilia is strongly increased.

The tentacles, curled-up over the mouth, are taken in by ciliary action. In this way, the adhering prey comes into the pharynx.

Through rhythmic contraction of the tentacles, *Pleurobrachia* determines if the frictional resistance of the catching nets in water has been increased by the adhering particles. At the same time, this elastic jerking, as in angling, serves to tire the prey.

By this manner of behaviour, organisms, such as this sole larva, which do not themselves move very much, are recognized by *Pleurobrachia* as prey.

Body rotation follows the contraction of the tentacles.

The sole larva, which has been brought to the mouth, is moved into the pharynx.

¹The headlines in *italics* correspond with the subtitles in the film.

After the detachment of the prey in the pharynx, the tentacles contract and thereby draw themselves out of the mouth. At the same time, *Pleurobrachia* supports this process by ciliary action of the pharynx epithelium and by an acceleration of the cilia-beating. By this means, the comb jelly reaches the necessary speed for the spreading out of the tentacles in a horizontal track. As one tentacle is rolled in, the other stays spread out as a catching net. These different tentacle-functions allow the comb jelly a rational capture behaviour.

Fluchtreaktionen

(Escape Reactions)

The active fishing by *Pleurobrachia* can be interrupted for a short time by disturbances such as this collision.

The spontaneous interruption of fishing by tentacle contraction and downward swimming is typical for the high temperature escape. In a natural biotope, the comb jelly reaches the lower-lying cold water strata; in the experiment, however, *Pleurobrachia* reaches only the sand bottom of the culture vessel.

Strong mechanical or thermal stimuli lead to orientation disturbances in swimming and to the drawing-in of the tentacles into the tentacle pouch. By swimming backwards, *Pleurobrachia* can elude obstacles. When an animal is disturbed, the beating frequency of the cilia is noticeably increased.

On contact with the scyphomedusa *Cyanea capillata*, *Pleurobrachia* flees.

If *Pleurobrachia* is caught, it secretes a layer of slime which lifts the tentacles of *Cyanea* from its body. Although extremely damaged, discernible by the ciliary action, *Pleurobrachia* can, in this manner, escape its predator.

Beroë gracilis, another comb jelly, is specialized for the catching of *Pleurobrachia*. At the slightest touch *Pleurobrachia* recognizes its enemy and shows its fastest escape reaction.