

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS BEWEGUNGSVERHALTEN
VON *TRICHOPLAX ADHAERENS* F. E. SCHULZE
(ZEITTRANSFORMATION: ZEITRAFFUNG)

WILLI und GERTRUD KÜHL

Institut für Kinematische Zellforschung
der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt a. M.

Eingegangen am 5. September 1965

Inhaltsübersicht

	Seite
I. Vorbemerkungen	417
II. Die drei Bewegungsweisen von <i>Trichoplax</i> unter Zeitraffung	420
III. Das Verhalten von <i>Trichoplax</i> während der „exosomatischen Verdauung“	421
IV. Die Bedeutung der inneren „Torsionen“ und „Rückdrehungen“	423
V. Das Verhalten vor und während der vegetativen Teilung	426
VI. Durchtrennungsversuch	431
VII. Schlußbemerkungen	432
Zusammenfassung	433
Literatur	434

I. Vorbemerkungen

Trichoplax adhaerens, dieser bisher jeder taxionomischen Einordnung spottende merkwürdige *Organismus ohne jegliche erkennbare Organe*, läßt unter Änderung des Zeitfaktors bemerkenswerte Bewegungsvorgänge sichtbar werden, die sich der direkten Beobachtung völlig entziehen.

Da Darmtraktus, Mund und After fehlen, muß eine Art „exosomatischer Vorverdauung“ angenommen werden. Begriffe wie „Nahrungsaufnahme“, „Defäkation“ lassen sich hier nicht anwenden; es kann zunächst nur von einem „Verhalten an Nahrungsobjekten“ gesprochen werden (KÜHL, 1962).

Die *Gesamtbewegung* dieser marinen, vielzelligen, bisher nur in Seewasseraquarien gefundenen, bewimperten, sehr flachen 2—4 mm großen Tiere — die der Teilung vorausgehende langgestreckte Form kann 20 bis 25 mm erreichen — erweist sich als eine *verwickelte Kombination* der Fortbewegung durch *Cilien* mit *Kontraktions-* und eigenartigen *Torsionsbewegungen* bestimmter Regionen der den Körper aufbauenden Epithelien; dazu kommen *Faltenbildungen*, die sich eng aneinander legen können.

F. E. SCHULZE, der Entdecker des *Trichoplax* (1883), nimmt an, daß sich die fortschreitenden Gleitbewegungen auf die „Flimmerung der Sohlenfläche“ zurückführen lassen. Über das Zustandekommen der übrigen Bewegungsweisen stellt dieser Autor in seiner zweiten ausführlichen Arbeit (1891) nur Vermutungen an.

Er beobachtete „eine eigentümlich zuckende Bewegung in der mittleren Gewebsschicht an den mit langen fadenförmigen Ausläufern versehenen Zellen.“ Von diesen „Zuckungen“ ist bei dem hier untersuchten *Trichoplax* nichts zu beobachten. Unter Zeitraffung wären diese besonders deutlich sichtbar. Außer der gleitenden Bewegung infolge der Tätigkeit der Cilien der ventralen Epithelschicht bleibt das Bewegungsverhalten der Faltenbildungen und Torsionen in seinen Ursachen weiter ungeklärt.

Abb. 1 zeigt diesen kleinen, flachen Vielzeller im durchfallenden Licht; sein einfacher Aufbau aus drei Epithelschichten ist vom Entdecker vorbildlich dargestellt worden (1891).

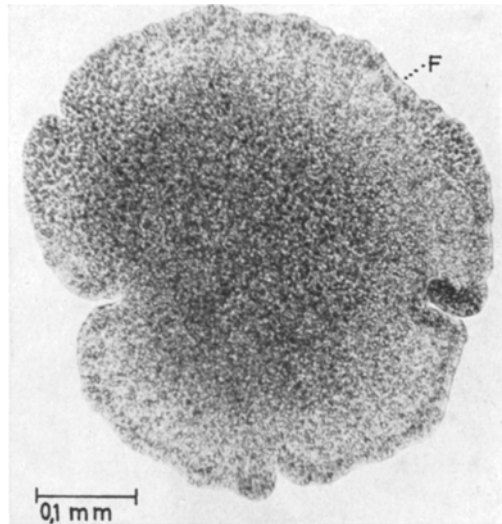


Abb. 1. *Trichoplax adhaerens* SCHULZE. Tier im durchfallenden Licht bei schwacher Vergrößerung. Langsame Bewegungsphase mit geringer Ortsverlagerung. Größe etwa 0,4—0,5 mm

Bei der Entnahme der Tiere von der Aquarienwand durch vorsichtiges Abspülen mit einer Pipette können leicht Verletzungen der sehr dünnen Randpartien auftreten, die zum Teil wieder ausgeglichen werden. Die von der Peripherie radiär nach dem Zentrum der „Scheibe“ weisenden vier „Einkerbungen“ sind derartige geringfügige Insulte. Das dargestellte Tier bewegt sich nur sehr langsam \pm auf der Stelle in unregelmäßigen Kurven; im Gegensatz zu anderen Bewegungsweisen des *Trichoplax* kann man hier von einer „Ruhephase“ sprechen. Die Körpermitte erscheint dunkler; oben rechts erkennt man eine kleine Falte (F) in der Randzone; sie ist so dünn, daß sogar eine Phasenkontrastaufnahme mit Immersionsoptik möglich ist. Die Dicke der Randregion beträgt nur 20—30 μ .

Die in Abb. 2 unter Phasenkontrast tiefdunkel erscheinenden, etwa 4—5 μ messenden kugeligen Gebilde sind mit den „Glanzkegeln“

(F. E. SCHULZE) identisch. Bei der geringen Dicke des *Trichoplax* läßt sich am lebenden Objekt nicht entscheiden, ob diese „Kugeln“ in der oberen oder mittleren Epithelschicht liegen.

Auf Schnitten wies SCHULZE (1891) nach, daß jede dieser stark lichtbrechenden „Kugeln“ in einer Zelle der mittleren Körperschicht eingebettet ist. Die unregelmäßig verteilten, 3–6 μ großen runden Gebilde liegen dicht unter dem flachen dorsalen Plattenepithel.

Offenbar handelt es sich um das *Sekret einzelliger Drüsen* (KÜHL, 1962). In Abb. 2 sieht man zwischen den großen Sekretropfen ± dichte

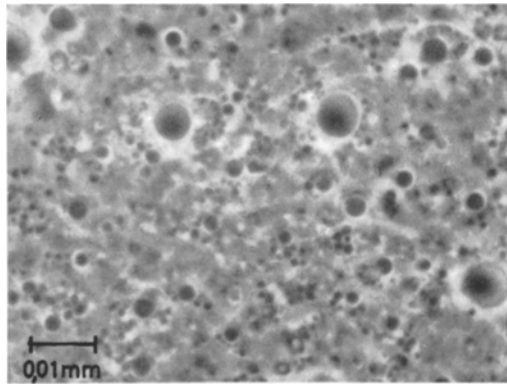


Abb. 2. *Trichoplax adhaerens*. Phasenkontrastaufnahme aus der Randzone. PV 90 (Leitz). „Drüsensekret“ dunkel. Lebendes Tier

Ansammlungen von kleineren, dunklen (im Phasenkontrast), höchstens 0,5–1 μ messenden „Körnchen“, die vielleicht als Ausgangsstadien der Sekretbildung aufgefaßt werden können. Von Zellgrenzen ist auch bei der starken Vergrößerung der Abb. 2 nichts zu bemerken.

Die Immersionsaufnahme des lebenden Objektes unter Phasenkontrast beweist, daß trotz bester Auflösung weitere Struktureinheiten nicht erkannt werden können. Außer den „Glanzkugeln“ = Sekrettröpfchen in einzelligen Drüsen ist von der mittleren Körperschicht im Leben nichts wahrzunehmen.

Die „durch ihre grünlich-braungelbe Färbung auffallenden höckerigen Knollen“ (SCHULZE, 1891), ebenfalls Zelleinschlüsse der mittleren Schicht, konnten bisher nicht festgestellt werden. V. GRAFF (1891) faßt diese grünlich-gelben Knollen möglicherweise als (symbiontische?) Zoochlorellen auf.

Trichoplax adhaerens ist sehr empfindlich gegen Berührung mit der Luft, wie Abb. 3 in drei Teilbildern erkennen läßt. Teilbild 1 unmittelbar nach dem „Spreiten“ an der unteren Randzone, die sehr stark zerfetzt ist. Kleine Teilstücke des Tieres, die Wimperbewegung aufweisen, sind nur noch in loser Verbindung mit der unversehrt gebliebenen Region. Trotz der erheblichen Verletzung bewegt sich der *Trichoplax* in normaler

Weise weiter. Teilbild 2 folgt wenige Minuten auf 1. 24 min später ist die Verletzungszone bereits geglättet, die losen Gewebefetzen sind abgestoßen. Fast völlig abgetrennte kleine Teile der Randzone werden demnach nicht wieder in den Epithelverband einbezogen (s. auch Abb. 11). Eine durch einen Nadelstich gesetzte kleine Wunde schließt sich sofort wieder ohne Spuren zu hinterlassen.

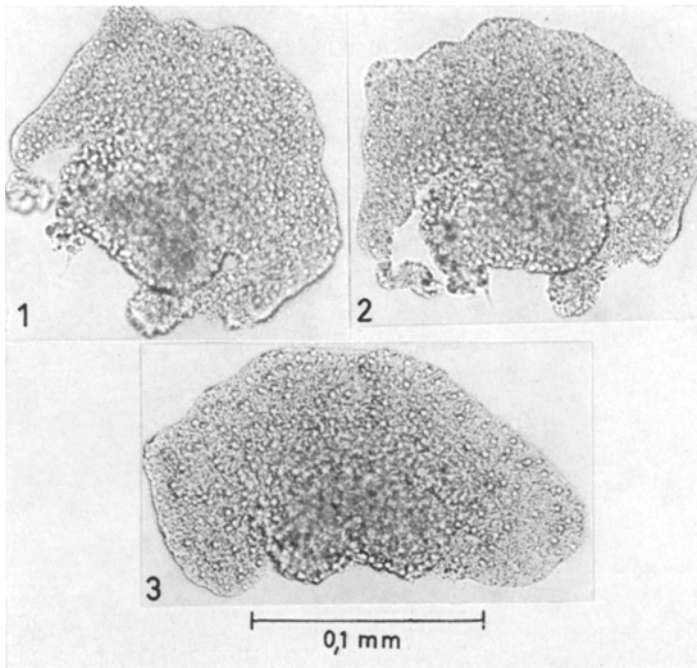


Abb. 3 1—3. *Trichoplax adhaerens*. 1 Tier infolge „Spreitung“ an der Wasseroberfläche einseitig verletzt. Losgelöste Teilchen werden durch Wimpern bewegt. 2 Nach einigen Minuten. 3 24 min später. Lose Teile abgestoßen. Verletzte Zone geglättet. Apochromat 25 (Leitz)

II. Die drei Bewegungsweisen von *Trichoplax* unter Zeitraffung

Die *Metabolie* (im alten Sinn des Wortes!) des Körpers von *Trichoplax adhaerens* ist von einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit. Wird ein größeres Gebiet einer dicht mit Tieren besiedelten Aquarienwand unter Zeitraffung aufgenommen, so läßt sich an den nunmehr im Laufbild wahrnehmbaren Ortsveränderungen der Tiere — ohne der Sachlage Gewalt anzutun — feststellen, daß drei *Bewegungsweisen* nebeneinander vorkommen.

1. Die Tiere bewegen sich in mehr oder weniger engem Kontakt neben- oder aneinander; sie weisen eine unregelmäßige Gestalt auf, ohne jedoch große „Fortsätze“ auszustrecken und zeigen keine oder nur eine

sehr geringe Ortsveränderung \pm auf der Stelle. Das Z.R.-Laufbild läßt nun (KUHLE, 1962) ein eigenartiges „*rhythmisches Verhalten*“ dieser Tiere in der „Ruhephase“ erkennen: Es wechselt ständig eine Zeit *lebhafter Gestaltänderungen*, vor allem der Randzone — damit verbunden eine geringe Ortsverlagerung — mit einem *völligen Zustand der Ruhe* ab. Berühren sich mehrere *Trichoplax*, so daß eine Art „Kette“ oder Reihe gebildet wird, so tritt dieser Rhythmus bei einer Anzahl von Tieren *synchron* auf.

2. *Einzelne Trichoplax* wandern unter *ständigem Richtungswechsel* im Bildfeld umher, wobei sich ihre Gestalt ununterbrochen weitgehend ändert. Der Körper ist \pm langgestreckt und in sehr variable „Fortsätze“ ausgezogen, die großen Gestaltwechsel aufweisen.

Auch bei diesen *Einzeltieren* erkennt man im Z.R.-Laufbild einen ähnlichen *Rhythmus* von *völliger Ruhe* und *lebhafter Bewegung*.

3. Den auffälligsten Bewegungstyp zeigen Tiere, deren Körper „*fadenförmig*“ ausgezogen ist; die Hauptgewebemasse ist auf die beiden Enden verteilt, die kolbenförmig verdickt sind. *Trichoplax* kann sich jedoch auch temporär in einen völlig *gleichmäßig dünnen*, um so längeren „Faden“ ausziehen, ohne daß die Enden den Hauptanteil des Körpers als „Anschwellung“ aufweisen. Bei derartigem Bewegungsverhalten erreichen die Tiere eine Länge von 22—25 mm; sie bewegen sich schlängelnd und lassen (unter Z.R.) ebenfalls den bemerkenswerten *Rhythmus: Ruhe — Bewegung* erkennen. Hierbei kann das *ganze fadenförmige Tier* plötzlich in Unbeweglichkeit übergehen, oder aber das eine \pm verdickte Ende bewegt sich unverändert weiter, während das andere still liegt.

Dieser bei allen *drei Bewegungsarten* (2 und 3 weisen Übergänge auf) im Z.R.-Laufbild nachweisbare so auffällige *Wechsel* von *Ruhe* und *Bewegung* wurde an Hunderten von Tieren immer wieder beobachtet und dokumentarisch auf dem Z.R.-Film festgehalten. Auf die wahrscheinliche funktionelle Bedeutung dieser Vorgänge wird unten näher eingegangen. Daß auch kleine *Trichoplax* die langgestreckte Form annehmen können, geht aus den Abb. 6 und 7 hervor.

Das unter 1—3 dargestellte Bewegungsverhalten von *Trichoplax adhaerens* wurde im *Biotop* der Tiere auf dem Algenrasen der Wand des Seewasseraquariums festgestellt. Bei den Algen handelt es sich um dichte Ansammlungen von Diatomeen der Art *Synedra tabulata*.

III. Das Verhalten von *Trichoplax* während der „exosomatischen Verdauung“

Bietet man *Trichoplax* kleinere Diatomeenanhäufungen unter dem Deckglas dar, so zeigt sich das in Abb. 4 an 15 Teilbildern eines Z.R.-Filmes dargestellte Verhalten.

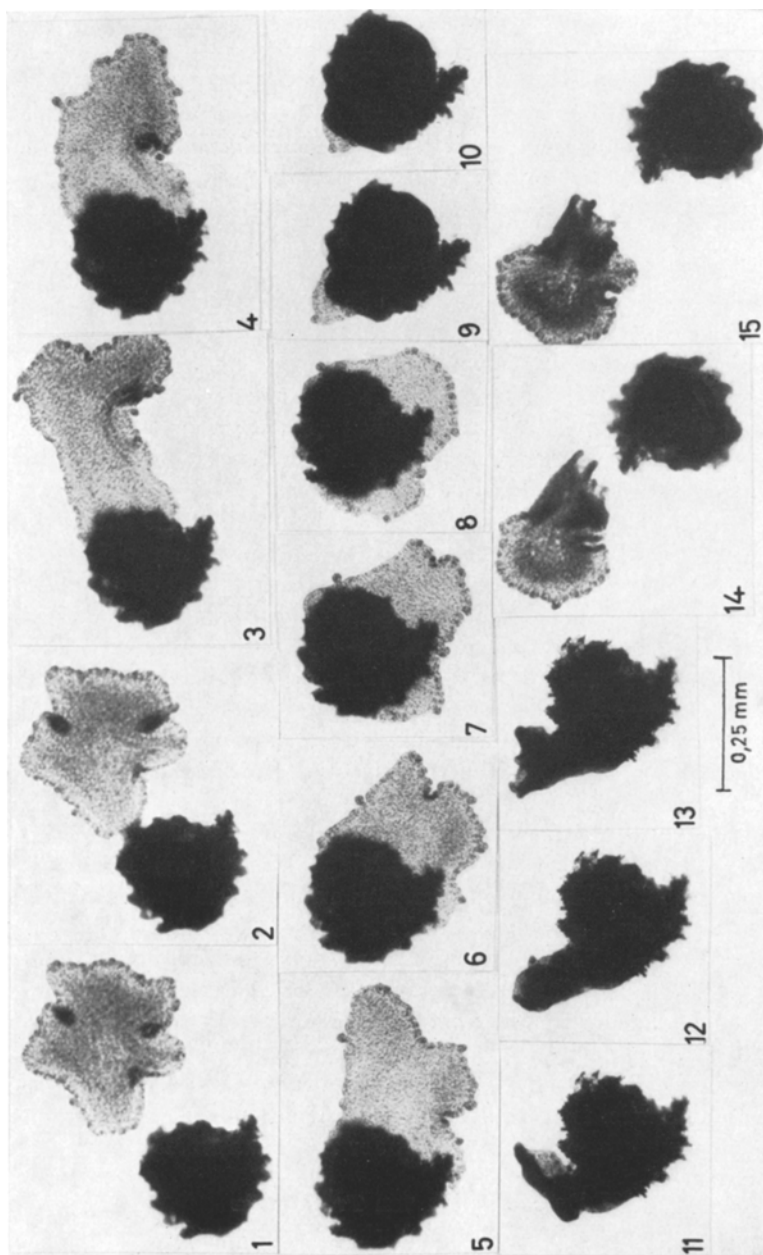


Abb. 4 1—15. Großer *Trichoplax adhaerens* kriecht auf eine Ansammlung der Diatomee *Synedra tabulata* zu und verschwindet allmählich unter ihr. 10 Es ragt nur noch ein kleiner Teil des Tieres unter den Diatomeen hervor. 11—13 *Trichoplax* bewegt sich langsam unter Faltenbildungen wieder unter dem Diatomeenhauten hervor, wobei die Bewegungsrichtung wechselt. 14, 15 Bilder um 180° gedreht; das Tier hat die Diatomeen verlassen (1. Bild nach Teilbild 13). Am physiologischen Hinterende sehr starke Faltenbildung

Trichoplax adhaerens ist thigmotaktisch sehr reizbar; er „umschlingt“ eigene Artgenossen — um sie bald wieder freizugeben — tote Algen,

Naupliushüllen und vieles andere. Aus den Teilbildern 1—10 geht hervor, daß das *flächenhaft große* Tier unter dem kaum 0,25 mm im Durchmesser aufweisenden Diatomeenhaufen Platz findet; dies ist nur möglich unter starker *Faltenbildung*, zu der *Trichoplax* ja befähigt ist. Wegen der Undurchsichtigkeit der *Synedra*-Ansammlung sind diese Falten leider nicht zu erkennen. Die Teilbilder 11—15 zeigen das Hervorkriechen des Tieres nach 1 Std und 15 min; solange hat demnach die „Anverdauung“ der Diatomeen gedauert. In Abb. 4, Teilbilder 14 und 15, hat das Tier die Algen verlassen; das physiologische, temporäre „Vorderende“ weist bereits wieder annähernd die typische Gestalt auf, das „Hinterende“ ist noch stark gefaltet, also im Zustand, der während der „Anverdauungsphase“ herrschte. Charakteristisch ist der krausenartig gefältelte „Vorderrand“. In welcher Weise die Falten mit dem anzuverdauenden Substrat — hier *Synedra tabulata* — Kontakt haben, ob die berührenden Körperfalten sich ständig langsam umbilden und ihre Lage wechseln, oder ob nur *eine größere Fläche einer Falte* in *Dauerkontakt* mit den Algen steht, läßt sich leider nicht feststellen, da Aufnahmen von der *Seite* technisch nicht auszuführen sind.

IV. Die Bedeutung der inneren „Torsionen“ und „Rückdrehungen“

Einen bemerkenswerten Aufschluß über das Bewegungsverhalten der zentralen Region in den *kolbenförmig verdickten Enden* fadenförmig gestreckter Tiere während der „exosomatischen Anverdauung“ ergeben Z.R.-Aufnahmen von Tieren, die den 3. Bewegungstyp aufweisen (KUHLE, 1962). Abb. 5 zeigt 8 Teilbilder eines derartigen Z.R.-Filmes. Das Zeitintervall zwischen je zwei Teilbildern beträgt 50 sec.

Bei Teilbild 1 hört die Ortsveränderung des verdickten Endes auf; von Teilbild 2—6 einschließlich verändert sich seine Gestalt kaum, also während 3 min 20 sec. In Teilbild 7 setzt die mit Ortsveränderung verbundene Bewegung wieder ein; nach weiteren 50 sec (8) ist die Körperform stark verändert, ebenso auch der Verbindungsstrang zum anderen verdickten Ende (außerhalb des Bildfeldes).

Von besonderem Interesse sind die auffälligen *Strukturen* und *Bewegungsabläufe* in der *Mitte* des verdickten Endes des *Trichoplax*. Die Bezeichnung „verdickt“ ist nicht ganz zutreffend; es müßte eigentlich heißen: Die nach der intensiven Streckung des Tieres unveränderten distalen Teile, die die Hauptmasse des Körpers darstellen; die obige Bezeichnung wurde nur der Kürze wegen gewählt.

Es tritt — im Z.R.-Laufbild *plötzlich* — eine *tiefdunkle Zone* auf, die in Abb. 5 bis Teilbild 7 erkennbar ist und wahrscheinlich auf einer streng lokalisierten „Kontraktion“ der Epithelien beruht. Bereits bei der geringen Z.R. auf $\frac{1}{16}$ wird in der dunklen Region eine sehr charakte-

ristische Bewegung sichtbar: Dieser eng umrissene Körperbezirk zeigt eine *Drehbewegung*, die mehrfach alternierend, im Uhrzeigersinn und entgegengesetzt erfolgt. Die Bezeichnung „Drehbewegung“ bedarf einer Einschränkung. Beim Versuch der Deutung dieses Vorganges darf nicht außer Acht gelassen werden, daß *Trichoplax adhaerens* ein vielzelliger Organismus ist, dessen sehr flacher Körper sich aus drei epithelial angeordneten Zell-Lagen zusammensetzt. Scharf lokalisierte, langsame, auf einem Kreisbogen ablaufende *alternierende Verlagerungen* von Zellen,

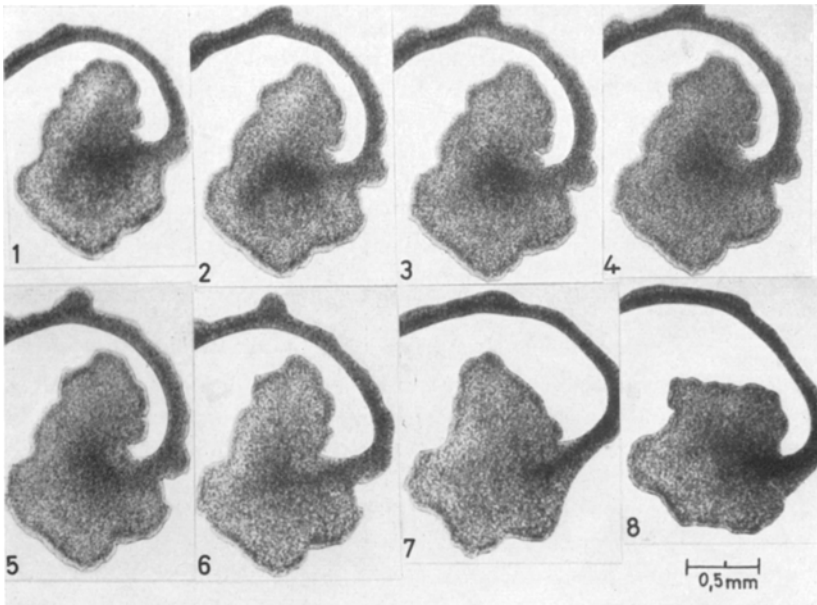


Abb. 5 1—8. 8 Teilbilder des *temporär ruhig liegenden* einen Endes eines langgestreckten *Trichoplax adhaerens*. Phase der exosomatischen „Anverdauung“. 1—6 Das eine verdickte Ende des Tieres „haftet“ unbeweglich ohne Gestaltänderung auf der Oberfläche des Objektträgers. Im Innern *tiefdunkle Zone*, die unter Z.R. *Torsionsbewegungen* aufweist. Wahrscheinlich Sekretentleerung. Die dunkle Zone verschwindet, sobald sich der *Trichoplax* wieder in Bewegung setzt (7 und 8)

die in *einschichtigem Epithel* angeordnet sind, können in Gestalt von „Drehungen“ nur in einem Ausmaße ausgeführt werden, das durch die *Verschiebbarkeit* der Zellen *gegeneinander* innerhalb ihres Verbandes und die „*turgorbedingte Elastizität*“ begrenzt wird. Ist diese Grenze erreicht, so muß eine *Rückdrehung* im *entgegengesetzten* Sinne einsetzen. Im Z.R.-Laufbild ist diese deutlich zu beobachten. Es ist also in diesem Falle richtiger von „*Torsionsbewegungen*“ zu sprechen. Da die *Torsionen* aufweisende *Region* nicht scharf vom umgebenden ruhenden Gewebe abgegrenzt ist, können die in Abb. 5 vorliegenden Teilbilder nur eine sehr schwache Vorstellung vom intensiven Ablauf dieser Vorgänge geben.

Es wurde auch beobachtet, daß in *zwei* dicht nebeneinander liegenden *Bezirken* derartige „Gewebetorsionen“ auftraten.

Infolge der fehlenden scharfen Abgrenzung der tordierenden dunklen Region ist leider eine exakte, messende Teilbildanalyse dieser bemerkenswerten Vorgänge kaum möglich. Da dieses Bewegungsverhalten bei *direkter Beobachtung* auch nicht andeutungsweise erkennbar ist, lassen sich die von SCHULZE (1891) erwähnten „Zuckungen“ der Zellen des mittleren Epithels mit den hier festgestellten Vorgängen nicht in Zusammenhang bringen.

Sobald das in Abb. 5 dargestellte eine dicke Ende des *Trichoplax* seine Bewegung wieder aufnimmt (Teilbild 7), hören die Torsionen sofort auf; die dunkle Zone verschwindet wieder. Nach einiger Zeit tritt wieder die *Ruhephase* ein, und die Torsionsbewegungen beginnen erneut. Dieser Verhaltens-„Rhythmus“ kann sich viele Male wiederholen.

Zur Zeit lassen sich noch keine sicheren Aussagen darüber machen, auf welche Weise diese eigenartige Torsion zustande kommt. KÜHL (gekürzter Vortrag, 1962) kommt zu folgender vorsichtigen Deutung der etwaigen Funktion dieser langsamen Bewegungsabläufe. Unter der Voraussetzung, daß die sehr zahlreichen mit „Glanzkugeln“ (F. E. SCHULZE) versehenen Zellen des mittleren Epithels als *Drüsenzellen* aufzufassen sind, deren Sekret bei der exosomatischen Anverdauung von Bedeutung ist (Abb. 2), muß dieses „Sekret“ in das Seewasser entleert werden und mit den Algen oder anderen Nahrungsobjekten in Kontakt kommen, ohne daß eine zu starke Verdünnung eintritt. Der nachgewiesene regelmäßig einsetzende Rhythmus von Ruhelage und Bewegung entspricht dieser Forderung. Die während der *Ruhephase* (Abb. 5, Teilbilder 2—6) *konstant* bleibende *Körpergestalt* verhindert eine zu große Verbreitung des Sekretes im Seewasser.

Die *Torsionsbewegung* bestimmter, eng lokalisierter Bezirke kann dahin funktionell gedeutet werden, daß durch sie die Entleerung des Sekretes wenn nicht direkt bewirkt, so doch intensiviert wird. Durch die lokalisierten Torsionen kann das bereits \pm entleerte Sekret auf dem anzuverdauenden Algenrasen (in diesem Falle *Synedra tabulata*) sozusagen „*verstrichen*“ und dadurch schneller wirksam werden. Reste des Sekretes konnten, nach Wiederaufnahme der Bewegung, im Seewasser der Mikro-Untersuchungskammer nicht beobachtet werden, eine Entleerung ebenfalls nicht.

SCHULZE (1891) konnte weder eine „Ausmündungsöffnung“ der die „Glanzkugeln“ aufweisenden Zellen an der freien Oberfläche erkennen, noch beobachtete er ein Austreten der „fettähnlich glänzenden Kugelmasse an unversehrten lebenden Tieren“. Da die kugeligen Sekretanhäufungen in Zellen der stark aufgelockerten *mittleren* Gewebeschicht liegen, ist es nicht zu verwundern, daß Ausführöffnungen auf der Körperoberfläche nicht zu sehen sind. Da das dorsale Plattenepithel sehr flach ist und die Sekretkugeln dicht unter ihm liegen, dürfte eine interzelluläre Entleerung nicht schwierig sein. Nach SCHULZE lösen sich die „Glanzkugeln“ leicht in starkem Alkohol und Äther; Osmiumsäure färbt sie zuerst dunkelbraun,

später schwarz. Jedoch wird die Substanz „schon durch Seewasser-Einwirkung zu einer ziemlich schwach lichtbrechenden Masse verändert und durch destilliertes Wasser ganz aufgelöst.“

Zu erwähnen ist noch, daß die unter Z.R. ermittelten inneren Rhythmen (Abb. 5) auch auf dem *Glasboden* der *Untersuchungskammer* ablaufen, auf dem keine Algen oder sonstige Nahrungsobjekte erkennbar sind. Es scheint eine Entleerung der Sekrete \pm obligatorisch erfolgen zu müssen, wenn der intrazelluläre „Füllungsgrad“ sein Maximum

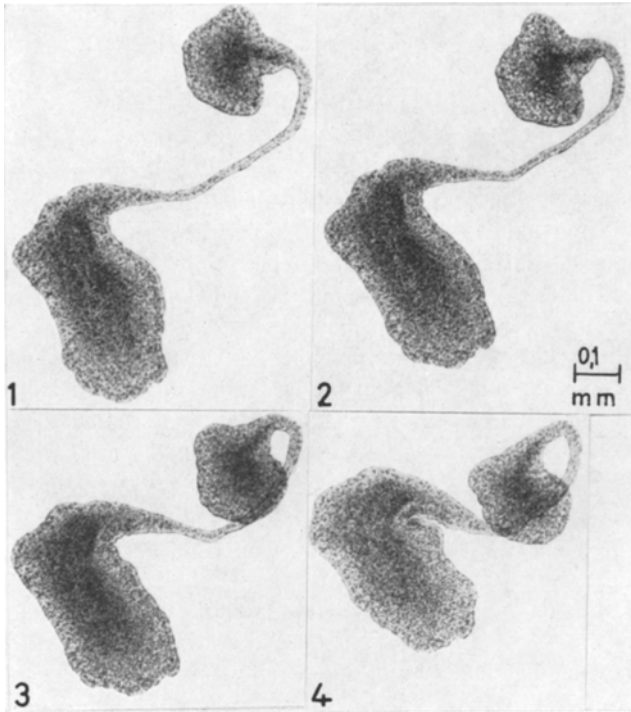


Abb. 6 1—4. Vier Bewegungsphasen eines *Trichoplax adhaerens* der langgestreckten Phase, die der Teilung vorausgeht; sie dauert oft mehrere Stunden. Teilbild 4 zeigt Schleifenbildung des kleineren verdickten Endes

erreicht hat. Der exakte Nachweis der Sekretentleerung ist also noch zu liefern, ebenso die verdauende Wirkung des Sekretes auf die Nahrungsobjekte. Hier erforderliche biochemische Untersuchungen dürften wegen der sehr geringen Sekretmengen schwierig sein.

V. Das Verhalten vor und während der vegetativen Teilung

Zu Beginn der *Streckung* des *Trichoplax*, die schließlich zur Durchtrennung des Gewebefadens führt (Abb. 10) werden über längere Zeit-

räume (unter Z.R.) recht „anmutig“ wirkende Bewegungen ausgeführt, von denen Abb. 6 in vier Teilbildern einen Eindruck vermittelt. Intervalle zwischen den Teilbildern: $1/2$: 3,3 sec, $2/3$: 6,2 sec, $3/4$: 6,2 sec. Die „dicken Enden“ sind zu Beginn der Streckung des Tieres meist noch ungleich groß. In Teilbild 3 und 4 bildet das kleinere Ende eine *Schleife* mit dem Gewebestiel. Aus der gleichen Einstellung zeigt Abb. 7 spätere Teilbilder (Zeitintervall zwischen $1/2$: 7,5 sec, $2/3$: 4,3 sec, $3/4$: 2,5 sec).

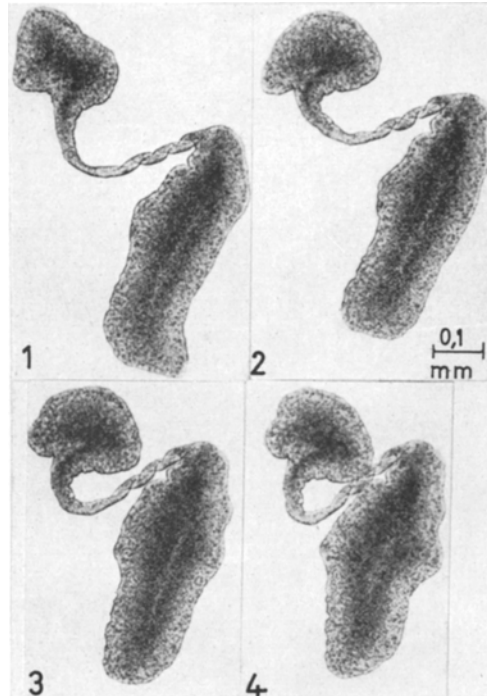


Abb. 7 1—4. Vier Bewegungsphasen des gleichen *Trichoplax* wie in Abb. 6. 1—3 Dreifache „Verdrehung“ des Verbindungsstieles. 4 Die dreifache „Torsion“ wird durch entgegengesetzte Drehung rückgängig gemacht

Die eingeleitete Schleifenbildung hat zu einer *dreifachen Torsion* des *Verbindungsstranges* geführt; sie wird später durch eine *entgegengesetzte Torsion* wieder rückgängig gemacht.

Es konnten mehrere *vegetative Teilungen*, sowohl an der Aquarienwand als auch in der Untersuchungskammer, beobachtet und im Z.R.-Film dokumentarisch festgehalten werden. Die beiden Teilstücke weisen keineswegs immer die gleiche Größe auf. Die Teilung erfolgt stets an langgestreckten, fadenförmig ausgezogenen Tieren, deren Hauptgewebemasse auf die beiden Enden verteilt ist.

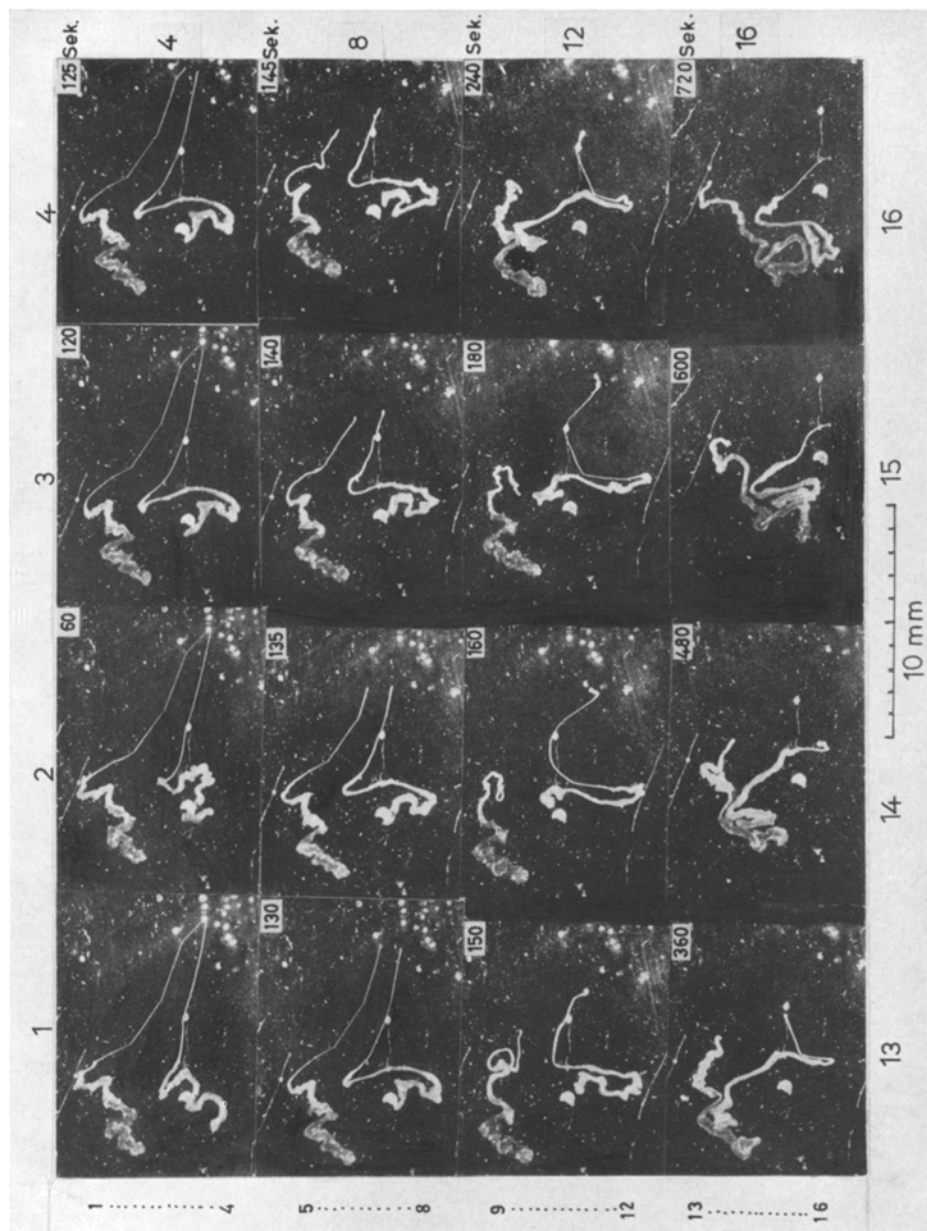


Abb. 8 1–16. *Trichoplax adhaerens*. 16 Phasen einer vegetativen Teilung. Tier in seinem Biotop an der Aquarienwand. Länge über 20 mm. Sehr dünner Verbindungsstrang. 1 und 2 Der Verbindungsstrang ist um eine leere Eihülle von *Artemia salina* geschlungen; 3 Die Trennung ist an diesem „Hindernis“ erfolgt. 4–16 Bewegungs-Verhalten der getrennten Partner, die ab Teilbild 12 zum Teil wieder in engen Kontakt kommen. Zeitintervalle s. Abb. 9, Mitte

Abb. 8 zeigt 16 Phasen einer Teilung; der verbindende Gewebestrang ist in diesem Falle extrem dünn ausgezogen. Das Tier befindet sich in seinem Biotop an der senkrechten Aquariumwand. Der „Verbindungsfaden“ ist nicht gerade ausgespannt, sondern weist mehrere stumpfwinkelige *Knicke* auf (Teilbilder 1—6). An diesen Knickstellen befinden sich an der Glaswand festsetzende kleine „Hindernisse“. Ungefähr in seiner Mitte haftet der Gewebefaden an der leeren Hülle eines Eies von *Artemia salina*; die Eihülle wird nicht von dem dünnen Verbindungsstrang umschlungen, es liegt nur eine fast punktförmige Berührung vor. Der „Faden“ klebt offenbar an der Eihülle fest. Beide Fadenhälften bilden einen spitzen Winkel von etwa 30° miteinander. Bei Teilbild 3 ist der Gewebefaden dicht an der Anheftungsstelle getrennt. 5 sec später (Teilbild 4) haben die Enden bereits einen Abstand von 0,6 mm. Beachtlich ist die Tatsache, daß die nunmehr getrennten Enden *nicht zurück-schnellen*, obwohl sie doch straff gespannt erscheinen, sondern nur langsam zurückgleiten; die beiden „Gewebefäden“ scheinen an dem Algenbelag der Glaswand \pm fest anzuhafte. Zwischen den Knickstellen bleibt die Spannung erhalten (Teilbild 5, 6). Erst 25 sec nach der Trennung des Fadens (Teilbild 8) weisen die Enden eine entspannte, leicht verdickte Gestalt auf. Nach der Teilung zeigen die beiden *Teilprodukte* ein *verschiedenes Bewegungsverhalten*. In Abb. 9 sind die beiden neu entstandenen *Trichoplax* der Abb. 8 in ihren verschiedenen Bewegungsphasen *getrennt* dargestellt, und zwar während der Beobachtungsdauer von 12 min. A ist das „obere“ Teilungsprodukt (in Abb. 8), B das untere.

A hat bereits in Phase 9, 1 min 30 sec nach der Trennung von B, den dünnen Gewebefaden eingezogen, während B in der Phase 16', also 10 min nach der Teilung, noch einen dünnen Fadenrest aufweist. Auf die „kolbenförmigen“ Enden ist hier ungefähr der gleiche Anteil der Körpermasse verteilt; die Enden führen schlängelnde Bewegungen aus.

Nach der Teilung ist der Abstand der Hauptanteile der Produkte der Teilung zuerst groß (Abb. 8, Teilbilder 4—10). In Teilbild 12 kommen beide Teile in Berührung, und man erkennt in den Teilbildern 13—15 wieder die thigmotaktische Reizbarkeit der Tiere; in Teilbild 16 „lösen“ sie sich wieder voneinander.

Die *Trennung* des Verbindungsfadens, der vor der Teilung hier etwa nur noch 0,05 mm dick ist, erfolgt nicht durch einfaches Zerreißen infolge einer Zugwirkung; zum mindesten kann *kein starker Zug* von den kolbenförmigen Enden ausgehen. Der dünne Gewebefaden haftet offenbar an den drei „Knickstellen“ (Abb. 8) \pm fest, denn nach der Trennung werden die Knicke (Abb. 8 u. 9) um die kleinen Hindernisse nicht ausgeglichen und der Rest des Verbindungsstranges nicht gerade gestreckt. Eine Zugwirkung kann anscheinend die Adhäsion an den drei kleinen Hindernissen nicht überwinden.

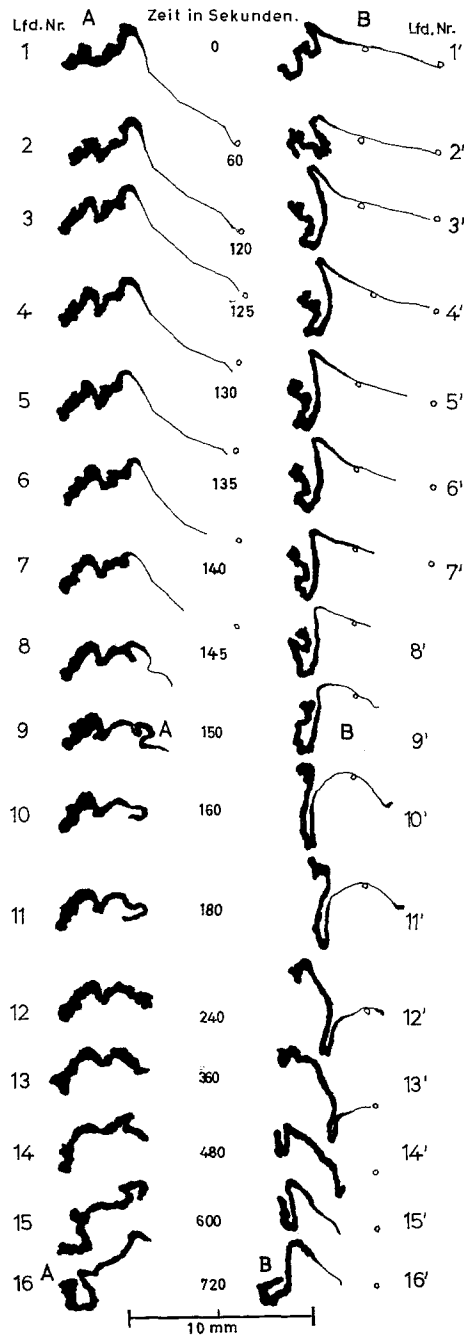


Abb. 9 A u. B. *Trichoplax adhaerens*. Die durch vegetative Teilung entstandenen Tiere der Abb. 8 sind, zu gleichen Zeiten, getrennt nebeneinander dargestellt. A und B zeigen ein verschiedenes Bewegungsverhalten. Die mittlere Zahlenreihe gibt die Zeit in Sekunden an.

Bei der Beurteilung der bei der *Teilung* von *Trichoplax adhaerens* wirksamen „Kräfte“ darf nicht außer Acht gelassen werden, daß es sich um *strangartig ausgezogene vielzellige Gewebeanteile* handelt, nicht aber um einfache Protoplasmastränge.

Die in Abb. 10 in zwei Teilbildern dargestellte vegetative Teilung eines langgestreckten *Trichoplax* läßt deutlich die Gewebenatur des „Stranges“ erkennen. In Teilbild 1 sieht man links bereits die „präformierte“ spätere Trennungsstelle; es besteht nur noch eine fast punktförmige Verbindung. In diesem Zustand kann *Trichoplax* stundenlang umherkriechen und die in den Abb. 6 u. 7 gezeigten Bewegungen ausführen, ehe der letzte Zusammenhang aufgehoben wird; an der Trennungsstelle weist der „Faden“ (nicht der punktförmige letzte Zusammenhang) nur eine Dicke von etwa 0,01 mm auf.

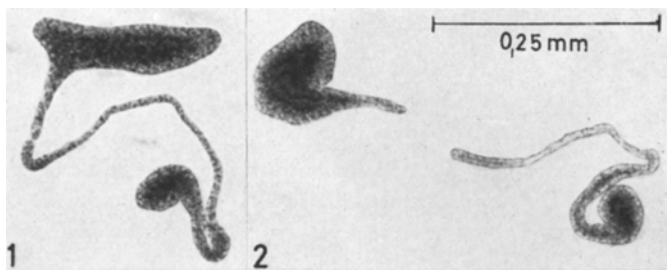


Abb. 10 1 u. 2. *Trichoplax adhaerens*. Vegetative Teilung. In Teilbild 1 ist die spätere Trennungsstelle bereits zu erkennen: Nur noch ein dünner Gewebefaden verbindet die beiden verdickten Enden des langgestreckten Tieres. 2 Unmittelbar nach dem Zerreißen des Gewebefadens

Aus der Abb. 10 gewinnt man ebenfalls nicht den Eindruck, daß der „Faden“ zerreißt; es ist mehr ein „Auseinanderfallen. Offenbar weichen die Zellen bereits längere Zeit vor der Teilung an einer (bestimmten?) Stelle soweit wie möglich durch aktiv-passive Bewegungen auseinander bis auf die fast punktförmig erscheinende letzte Verbindung. Ob diese in einer *einzigsten stark gedehnten Zelle* besteht oder in einem Zellfortsatz, läßt sich infolge der geringen Größe (etwa 0,5—1 μ) nicht entscheiden. Es ist nicht sicher, ob bei *allen Teilungen* die spätere Trennungsstelle in dieser Weise vorbereitet wird, um eine möglichst geringfügige „Wunde“ zu verursachen. Aus Abb. 8 geht hervor, daß die Teilung auch ohne eine „präformierte“ Stelle an einem kleinen Hindernis erfolgen kann. Ebenso, wie die *Länge* des Verbindungsstranges variiert (s. Abb. 8 u. 10), scheint auch für den *Ort* der Trennung des Fadens keine Gesetzmäßigkeit vorzuliegen.

VI. Durchtrennungsversuch

Die Widerstandsfähigkeit von *Trichoplax adhaerens* gegenüber größeren mechanischen Eingriffen geht aus Abb. 11 hervor. Die Teilbilder 1, 2 u. 3 zeigen die Durchtrennung (und ihre unmittelbaren Folgen)

eines kleinen Tieres durch den Druck eines 0,07 mm dicken Haares. Teilbilder 4—5 lassen die sich sehr langsam durch Einkrümmung schließenden Wundstellen des größeren und kleineren Teilstückes erkennen. In Teilbild 6 ist die Wunde bereits stark eingeeengt. Der kleinere abgetrennte Teil hat ebenfalls die Trennungsfläche, unter Abrundung des Körpers bis auf einen kleinen Schlitz, zum Verschwinden

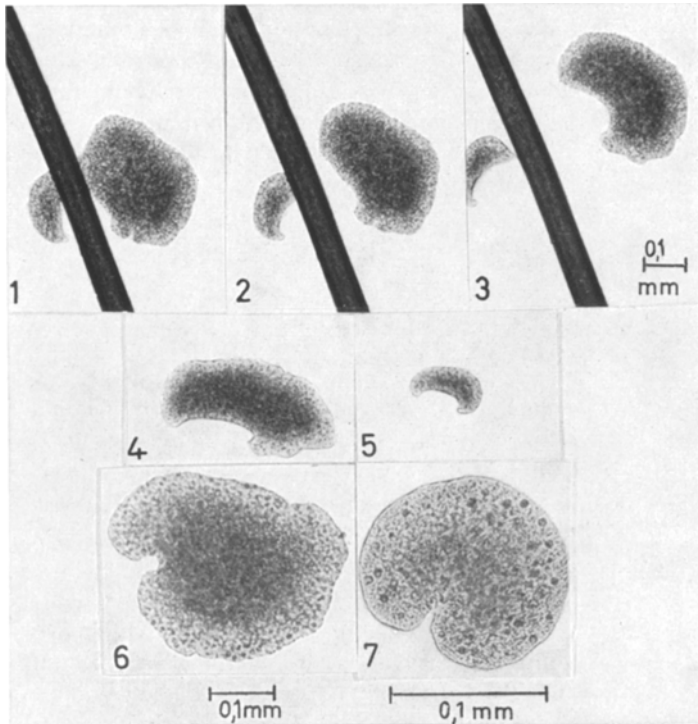


Abb. 11 1—7. *Trichoplax adhaerens*. Durchtrennung eines Tieres mittels eines Haares. Es ist ein größeres und ein kleineres Teilstück entstanden. Die „Wundstelle“ ist noch lange zu erkennen. 6 30 min nach dem Eingriff (großes Teilstück). 7 Das kleine Teilstück 32 min nach der Durchtrennung bei stärkerer Vergrößerung (Apochromat 25); es rotiert auf der Stelle

gebracht (Apochromat 25). Zwischen dem Eingriff und Teilbild 6 liegen 30 min; Teilbild 7 liegt 2 min später. Sofort nach der Verletzung bewegen sich die Teilstücke in normaler Weise weiter.

VII. Schlußbemerkungen

Die hier aus direkten Beobachtungen und vor allem aus der *Laufbild-Analyse* von Zeitraffer-Aufnahmen gewonnenen Ergebnisse über das Bewegungsverhalten des seltenen, rätselhaften *Trichoplax adhaerens* können leider zunächst nicht über die einfache Darstellung der durch

die *Zeittransformation* neu ermittelten Tatsachen hinauskommen. Die noch ausstehende Teilbild-Analyse, vor allem der festgestellten *drei verschiedenen Bewegungstypen*, wird weitere Einzelheiten über die Art der Bewegungsabläufe bringen und wahrscheinlich neue, regelmäßig auftretende Rhythmen nachweisen können. Die Unentbehrlichkeit der *Zeittransformation*, hier der *Zeitraffung*, als Forschungsmittel wird durch die vorstehenden Mitteilungen erneut bestätigt.

Wie jedoch diese so verwickelten langsamen Bewegungen im mikroskopischen Bereich im einzelnen zustande kommen, darüber wird die in diesem Bericht dauernd angewandte Methodik kaum etwas aussagen können. Die Gründe dafür liegen einmal in der Undurchsichtigkeit des *Trichoplax*, die nur in den Randbezirken bestenfalls „Drüsensekrete“ darzustellen gestattet (Abb. 2). Zellgrenzen sind im Leben leider nicht zu erkennen, also auch nicht ihre Gestaltänderungen und die Möglichkeit ihrer *Verschiebbarkeit* gegeneinander, die außergewöhnlich groß sein muß, wie die temporäre „*Fortsatzbildung*“ und das „*Ausziehen*“ des ganzen Tieres zu einem fadenförmigen *Gewebsstrang* beweist (in etwa vergleichbar den Vorgängen bei der lateralen Frustelbildung des Süßwasserpolypen *Craspedacusta sowerbii* LANK. Der schließlich zerreißende Gewebefaden besteht aus den beiden Schichten Ekto- und Entoderm; nur herrscht hier nachweisbar eine *Zugwirkung* (G. KÜHL, 1947).

Die „Metabolie-Leistungen“ der Epithelien von *Trichoplax* dürften einmalig sein; es sei noch einmal an die *Faltenbildungen* erinnert, bei denen der gefaltete, übergeschlagene Körperteil die ungefaltete Oberfläche des Tieres sogar berühren kann.

Der Anteil der *Bewimpering* an der einfachen Ortsbewegung bietet nichts Außergewöhnliches; der Bewegungstyp 1 zeigt die Wirkung der Cilien am klarsten, da die übrigen „Komponenten“ in der „Ruhephase“ nicht betätigt werden. Schwierig wird die Deutung erst bei den Bewegungstypen 2 und 3; hier ist das Z.R.-Laufbild unerlässlich.

Auf die zum Teil sehr vagen Hypothesen der Einreihung des *Trichoplax adhaerens* in das System der Evertrebraten kann hier nicht eingegangen werden. Fest steht, daß *keine Nesselzellen* vorhanden sind. Erwähnt sei, daß auch bei dem Frankfurter Vorkommen Hydrozoenkolonien (*Cladonema radiatum* und *Coryne spec.*) im gleichen Seewasser-aquarium neben *Trichoplax* vorkamen. Irgendwelche Beziehungen zu diesen *Hydroiden*, die reichlich Medusen ausbildeten, konnten nicht festgestellt werden.

Zusammenfassung

1. Zeitrafferaufnahmen lassen *drei* verschiedene Bewegungsweisen erkennen: a) Nur geringe Ortsveränderung \pm auf der Stelle. Unregelmäßige Gestalt, ohne große „Fortsätze“. *Rhythmischer Wechsel* zwischen

völliger Ruhe und lebhaften Formveränderungen der Randzone. Oft enger Kontakt mehrerer Tiere. b) Einzeltiere wandern unter häufigem Richtungswechsel unter ständiger Gestaltänderung im Bildfeld umher. Körper \pm langgestreckt mit stark metabolen „Fortsätzen“. *Rhythmus* zwischen *Ruhe* und lebhafter *Bewegung* wie bei a. c) Körper fadenförmig ausgezogen (bis 25 mm); Hauptgewebemasse an den beiden Enden oder langer, dünner „Gewebefaden“ ohne Verbreiterung an den Enden. In diesem Falle schlängelnde Bewegung. Auch hier der *Rhythmus: Ruhe — Bewegung*. Das ganze Tier kann in die Ruhephase übergehen oder nur ein Ende, während sich das andere weiterbewegt.

Alle drei Bewegungstypen wurden im natürlichen Biotop unter Z.R. festgestellt.

2. Große thigmotaktische Reizbarkeit. Oft stundenlanger Kontakt an Diatomeenansammlungen (*Synedra tabulata*): Vermutlich Phase der *exosomatischen* „Anverdauung“.

3. In den breiten Enden langgestreckter *Trichoplax* treten in den Phasen *völliger Bewegungslosigkeit* dieser Regionen im Innern (unter Z.R. plötzlich) eine oder zwei *tiefdunkle Zonen* auf, die *alternierende* „*Torsionsbewegungen*“ ausführen. Keine scharfe Abgrenzung dieser Bezirke vom umgebenden Gewebe. Die Torsionen hören nach Wiedereinsetzen der Bewegung des Tieres auf. Wahrscheinliche Funktion: Das \pm entleerte Sekret der einzelligen Drüsen der lockeren, mittleren Epithelschicht wird auf dem anzuverdauenden Substrat „*verstrichen*“.

Die *Torsionen* finden auch in der algenfreien Untersuchungskammer statt. Vielleicht erfolgt die Entleerung obligatorisch, wenn der Füllungszustand erreicht ist.

4. Die langgestreckte Form des *Trichoplax* mit den „kolbenförmigen“ Enden und fadenförmig gedehntem Verbindungsstrang kann viele Stunden beibehalten werden. Die lebhaften Bewegungen führen oft zu mehrfachen Torsionen und Rückdrehungen des „Stieles“.

5. Bei der vegetativen Teilung reißt der dünne „Gewebefaden“ nicht durch, sondern er „fällt“ an nicht genau bestimmter Stelle „auseinander“. Dieser Ort kann bereits Stunden vor der Trennung erkennbar sein.

6. Die durch Trennung des Fadens „frei gewordenen“ *Trichoplax* zeigen meist verschiedenes Bewegungsverhalten; der Rest des „Gewebe-fadens“ wird allmählich in den Gewebeverband einbezogen.

7. *Trichoplax adhaerens* ist gegen mechanische Verletzungen sehr unempfindlich. Eine *völlige Durchtrennung* wird vertragen.

Literatur

GRAFF, L. v.: Die Organisation der *Turbellaria acoela*. Mit einem Anhang über den Bau und die Bedeutung der Chlorophyllzellen von *Convoluta roscoffiensis*, 90 S. Leipzig: W. Engelmann 1891.

- KUHL, G.: Zeitrafferfilm-Untersuchungen über den Polypen von *Craspedacusta sowerbii* LANK. (Ungeschlechtliche Fortpflanzung, Ökologie und Regeneration.) Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges. **473**, 1—72 (1947).
- KUHL, W. u. G.: Bewegungsphysiologische Untersuchungen an *Trichoplax adhaerens* F. E. SCHULZE. (Kurzvortrag mit Film). Verh. Dtsch. zool. Ges. in Wien 1962. Zool. Anz., Suppl. **26**, 460—469 (1963).
- MONTICELLI, F. S.: Adelotacta zoologica. 2. *Treptoplax reptans* MONTIC. Mitt. aus zool. Station Neapel **12**, 444—462 (1896).
- SCHULZE, F. E.: *Trichoplax adhaerens*, nov. gen., nov. spec. Zool. Anz. **6**, 92—97 (1883).
- Über *Trichoplax adhaerens*. Physikal. Abh. Kgl. Akad. Wiss. Berlin. 1891, S. 1—23. Berlin: Kgl. Akad. Wiss. 1892.

Prof. Dr. W. KUHL u. G. KUHL
Institut für Kinematische Zellforschung
der Johann Wolfgang Goethe-Universität
6 Frankfurt a. M., Senckenberganlage 27