

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAFICA

Editor: G. WOLF

E 1919/1973

Trichoplax adhaerens (Placozoa) Vermehrung

Mit 5 Abbildungen

GÖTTINGEN 1973

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Trichoplax adhaerens (Placozoa) Vermehrung

K. G. GRELL, Tübingen

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Bis vor wenigen Jahren ist *Trichoplax adhaerens* nur in Seewasser-aquarien gefunden worden, die mit Algenproben aus dem Mittelmeer beschickt worden waren (SCHULZE [9]). Das Ausgangsmaterial für die vorliegenden Filme (E 1918, E 1919, E 1920) stammt aus dem Roten Meer (GRELL [2]). Inzwischen wurde die Art auch an der südatlantischen Küste von Nordamerika festgestellt (MILLER [8]). Man kann daher wohl damit rechnen, daß *Trichoplax adhaerens* weit verbreitet ist und vielleicht zur litoralen Mikrofauna aller warmen Meere gehört².

Wie der Name andeuten soll, handelt es sich um einen allseitig begeißelten plattenförmigen Organismus, welcher der Unterlage mehr oder weniger lose anhaftet. Er besitzt keine Polarität und keine Organe (Abb. 1). Maximal erreicht das Tier einen Durchmesser von etwa 2 mm.

Für die Organisation von *Trichoplax adhaerens* ist die Dorsoventralität charakteristisch. Anhand eines Schemas (Abb. 2), welches sich auf elektronenmikroskopische Untersuchungen stützt (GRELL u. BENWITZ [5]), soll zunächst der histologische Aufbau beschrieben werden.

Das nach oben gerichtete Dorsalepithel (D) stellt — abgesehen von den „Glanzkugeln“ (Gk) — eine einheitliche Schicht dar, die nur aus Zellen eines Typs, den Deckzellen, besteht. Diese sind horizontal stark verbreitert, unregelmäßig miteinander verzahnt und außerordentlich dünn, so daß das Dorsalepithel im Leben wie eine zarte, durchsichtige Membran erscheint. Alle Deckzellen enthalten charakteristische Vesikel. Stereoscan-Aufnahmen zeigen, daß jede Zelle mit einer Geißel ausgestattet ist. Die schon erwähnten „Glanzkugeln“ sind Lipoidtropfen, die durch eine Art „fettige Degeneration“ von Zellen entstehen. Sie schieben sich zwischen die Deckzellen, sind aber nicht zum Epithel selbst zu rechnen.

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 12 u. 13.

² Herr Dr. K. J. MARSCHALL fand das Tier im Litoral von Samoa (mündl. Mitteilung).

Das Ventralepithel (V) besteht aus Zellen, die viel dichter als die Deckzellen des Dorsalepithels stehen und infolge ihrer zylinder- oder keulenförmigen Gestalt auch eine viel dickere Schicht bilden. Sie sind mindestens in zwei Typen differenziert, nämlich in die begeißelten Zylinderzellen, welche die Hauptmasse des Epithels bilden, und die unbegeißelten Drüsenzellen (DZ), welche nur vereinzelt zwischen den Zylinderzellen liegen.

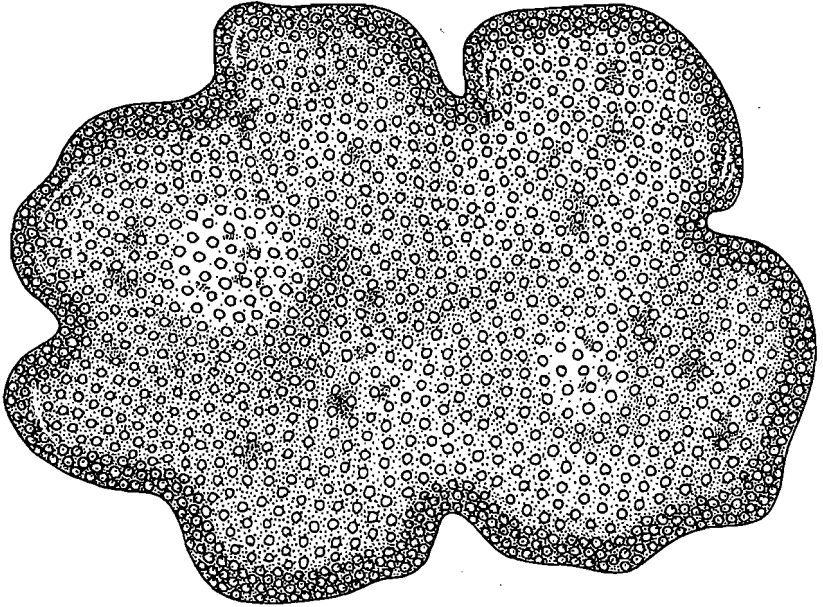


Abb. 1. *Trichoplax adherens*. Kleines Exemplar. Vergr. ca. 300x

Da die Zylinderzellen viel schmaler als die Deckzellen sind, ist die Begeißelung der Unterseite wesentlich dichter als die der Oberseite. Außerdem bilden die Zylinderzellen leistenartige Fortsätze („Mikrovilli“) aus, die offenbar bei der Resorption der Nährstoffe eine Rolle spielen.

Wenn keine Nahrung aufgenommen wird, enthalten die Zylinderzellen Vesikel, die denen der Deckzellen ähnlich sind.

Zwischen den Zylinderzellen findet sich häufig ein schaumig aufgegliedertes, osmiophiles Material, welches — wie die „Glanzkugeln“ — durch Degeneration von Zellen entsteht.

Die Zwischenschicht (Z), welche Dorsal- und Ventralepithel voneinander trennt, besteht aus einem flüssigkeitserfüllten Spaltraum und den Faser-

zellen (FZ). Letztere sind durch ihre faserartigen Fortsätze charakterisiert und stellen eine Art Maschenwerk zwischen beiden Epithelien und den kolbenartig nach oben ragenden Teilen der Zylinderzellen her. Untereinander können die Faserzellen durch spezifische Kontaktstellen verbunden sein. Im Vergleich zu den übrigen Zelltypen besitzen die Faserzellen sehr

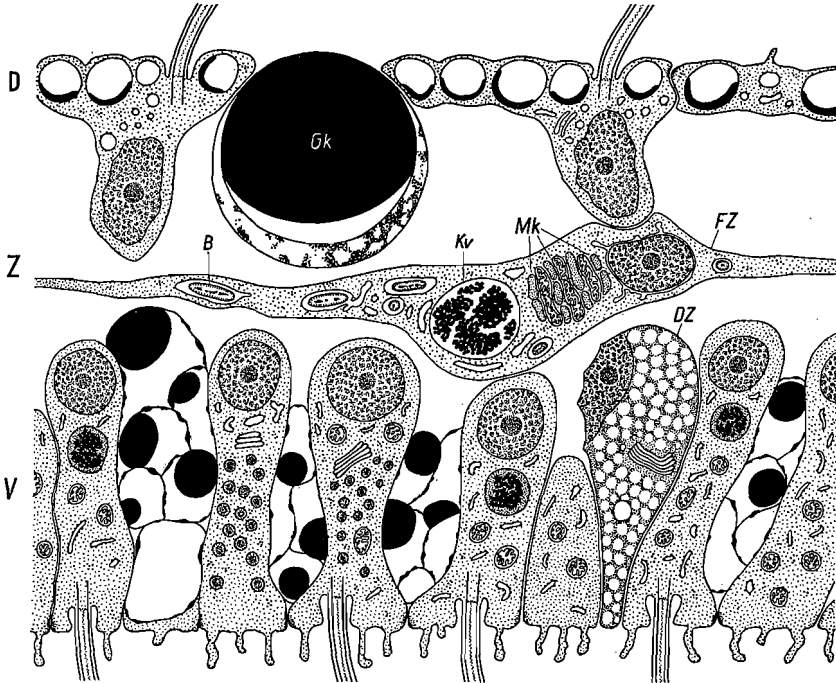


Abb. 2. Schema des histologischen Aufbaus. Erklärung im Text
(Nach GRELL [4])

große Mitochondrien, die zusammen mit etwa gleich großen Vesikeln den für sie besonders kennzeichnenden „Mitochondrienkomplex“ (Mk) bilden. Außerdem enthalten sie stets eine umfangreiche „Konkrementvakuole“ (Kv). In den Zisternen des endoplasmatischen Retikulums kommen regelmäßig Bakterien (B) vor, die offenbar Endosymbionten der Faserzellen sind.

Die beiden Epithelien gehen am Rande unvermittelt ineinander über, so daß das Dorsalepithel normalerweise vom Ventralepithel unterlagert ist. Gelegentlich kommt es aber vor, vor allem bei Tieren, die zwischen Objektträger und Deckglas festgeklemmt sind, daß sich die Grenze beider

Epithelien verschiebt, so daß der Rand des Tieres durch eine Duplikatur des Dorsal- oder Ventralepithels gebildet wird (Abb. 3 a, b). Der erste Fall ermöglicht einen Einblick in die Zwischenschicht (Faserzellen); im zweiten Fall entsteht ein undurchsichtiger „Wulst“.

Trichoplax adhaerens führt keine gerichtete Fortbewegung aus, sondern gleitet ohne bestimmte Orientierung auf der Unterlage umher. Außer-

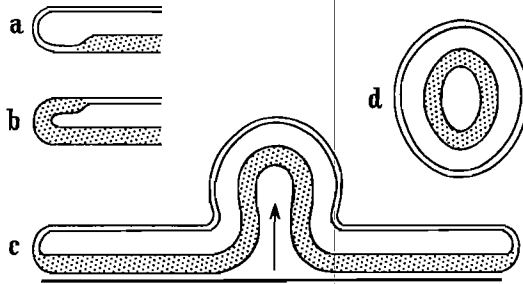


Abb. 3. Schema der Lagebeziehungen von Dorsal- und Ventralepithel (letzteres punktiert). a: Duplikatur des Dorsalepithels; b: Duplikatur des Ventralepithels; c: Verdauungssack („temporäre Gastrulation“); d: Schwärmer

dem finden häufig Formveränderungen statt, welche an die einer Amöbe erinnern. Während die Gleitbewegung auf der Tätigkeit der Geißeln beruht, sind die Formveränderungen auf die Kontraktilität der Faserzellen zurückzuführen. Wie die Tätigkeit der Faserzellen koordiniert wird, ist allerdings unklar. Die in einer Duplikatur des Dorsalepithels erkennbaren Zuckungen der Faserzellen sind wahrscheinlich ein „physiologisches Artefakt“. An ungestört kriechenden Tieren ist häufig eine parallele Ausrichtung der Faserzellen erkennbar, die darauf hindeutet, daß sie sich in einer bestimmten Richtung gemeinsam kontrahieren und expandieren können.

Trichoplax adhaerens ernährt sich von Protozoen, die an der Unterseite aufgenommen werden. Licht- und elektronenmikroskopische Beobachtungen sprechen dafür, daß die Beuteorganismen — in unseren Kulturen: Zellen von *Cryptomonas* — nicht phagozytiert, sondern mit Hilfe von Exoenzymen, d. h. extrazellulär aufgelöst werden. Nur membranöse Bestandteile bleiben nach der „Vorverdauung“ übrig (GRELL u. BENWITZ [5]). Bei der Nahrungsaufnahme verharret das Tier auf der Stelle, zeigt aber dabei ein charakteristisches Verhalten, welches erst durch die

Filmaufnahmen deutlich wurde: Der an der Nahrungsaufnahme beteiligte Bereich des Ventralepithels führt eine Art „Schmierbewegung“ aus, die an die Bewegung erinnert, die man mit einem Lappen ausführt, um einen Flecken zu entfernen. Die Bedeutung dieser „Schmierbewegung“ könnte in der wirkungsvolleren Einwirkung der Exoenzyme auf die Beuteorganismen bestehen.

Häufig bilden die Tiere auch lokale Erhebungen, sog. „Verdauungssäcke“ aus, in die sie die Beuteorganismen aufnehmen (Abb. 3c).

In einer Kulturschale, deren Boden mit einem Rasen rotbrauner *Cryptomonas*-Zellen bedeckt ist, hinterlassen die Tiere nach der Nahrungsaufnahme eine grüne „Zugstraße“, die aus den — offenbar z.T. noch Chlorophyll enthaltenden — membranösen Überbleibseln der *Cryptomonas*-Zellen besteht. Derartige Reste werden auch aus den „Verdauungssäcken“ abgegeben.

Trichoplax adhaerens vermehrt sich in erster Linie durch Zweiteilung. Nach ihrer Trennung hängen beide Tochtertiere noch eine Zeitlang durch einen „Verbindungsfaden“ zusammen. Wie die Filmaufnahmen zeigen, kann sich das eine Tochtertier an der Unterlage festheften, während das andere „zieht“, ein Vorgang, der sich mehrmals — häufig alternierend — wiederholt. Nach dem Durchreißen wird das dem jeweiligen Tochtertier zufallende Ende des „Verbindungsfadens“ wieder in den Gewebsverband eingefügt.

Während die Zweiteilung in der Regel zu etwa gleichgroßen Tochtertieren führt, besteht die Knospung in der Abschnürung eines kugeligen oder ovalen „Schwärmers“, der viel kleiner als das Mutterindividuum ist. Im typischen Falle zeigen die Schwärmer, deren Größe stark variiert, eine charakteristische Anordnung der beiden Epithelschichten (Abb. 3d): Außen befindet sich das Dorsalepithel, innen das Ventralepithel. Die Fortbewegung des Schwärmers wird daher nur durch die Geißeln des Dorsalepithels ermöglicht, während die Geißeln des Ventralepithels in einem — gegen die Außenwelt abgeschlossenen — Hohlraum schlagen. Die beide Epithelien verbindenden Faserzellen der Zwischenschicht führen unterschiedliche Kontraktionen aus, so daß sich der Abstand beider Epithelien regional verändert.

Die Vorgänge, welche sich bei der Bildung und Umwandlung der Schwärmer abspielen, konnten noch nicht genau beobachtet werden. Aus dem Aufbau der Schwärmer ist jedoch zu schließen, daß sich die beiden Epithelien bei der Knospung voneinander trennen und bei der Festheftung des Schwärmers wieder miteinander verbinden. Die Filmaufnahmen sprechen dafür, daß im letzteren Falle an der Seite des Schwärmers eine Öffnung entsteht, an deren Rand beide Epithelien verschmelzen. Offenbar wird das Ventralepithel dann gewissermaßen ausgestülpt, so daß beide Epithelien wieder eine einheitliche, wenn auch dorsoventral verschieden differenzierte Grenzschicht bilden.

Werden die Tiere nicht rechtzeitig in eine frische Schale umgesetzt, so treten sie nach Überschreiten einer bestimmten Populationsdichte in die sog. degenerative Phase ein. Diese besteht aus einem reversiblen Abschnitt, in dem sich die Tiere nach dem Umsetzen noch erholen können, und einem irreversiblen, in dem sie unweigerlich der Degeneration verfallen. Dabei kugeln sie sich ab, lösen sich von der Unterlage los und gehen schließlich zugrunde.

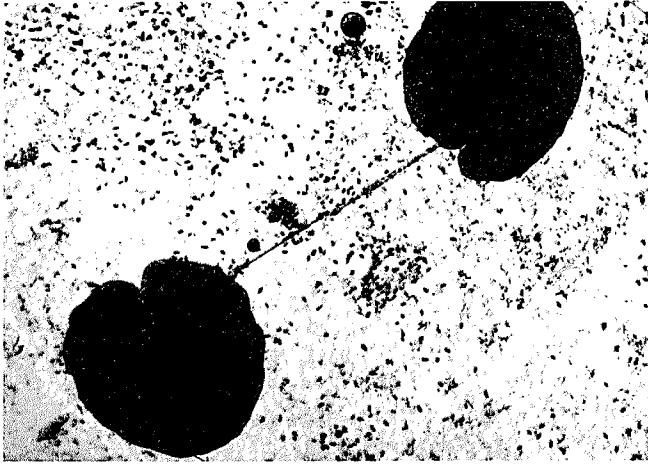


Abb. 4. Zweiteilung. Die beiden Tochtertiere hängen noch durch den Verbindungsfaden zusammen

Werden zwei bestimmte Klone miteinander vermischt, so wachsen zu Beginn der degenerativen Phase in vielen Tieren Eizellen heran, die die übrigen Zellen bei weitem an Größe übertreffen. Meistens bilden die Tiere nur eine Eizelle, gelegentlich aber mehrere Eizellen aus. Der Kern der Eizelle ist als heller Bereich innerhalb der Dottergranula deutlich im Leben erkennbar und enthält einen großen Nucleolus.

Spermien konnten bisher nicht eindeutig identifiziert werden. Häufig findet man degenerierte Tiere, in denen die Eier nicht zu ihrer vollen Größe heranwachsen. In derartigen Stadien wimmelt es stets von Bakterien. Zwischen den Bakterien kann man aber häufig etwas größere kugelige Gebilde erkennen, bei denen es sich um Spermien handeln könnte.

Für das Vorkommen einer Befruchtung spricht, daß die Eier in Tieren, die man vor dem Auftreten der degenerativen Veränderungen isoliert und in eine frische Schale überträgt, wieder verschwinden. Wahrschein-

lich werden sie resorbiert. Die Eier nichtisolierter Tiere bilden dagegen regelmäßig eine besondere Hülle („Befruchtungsmembran“) aus. Nach Abscheidung dieser Hülle, an deren Aufbau besondere Granula („Cortex-

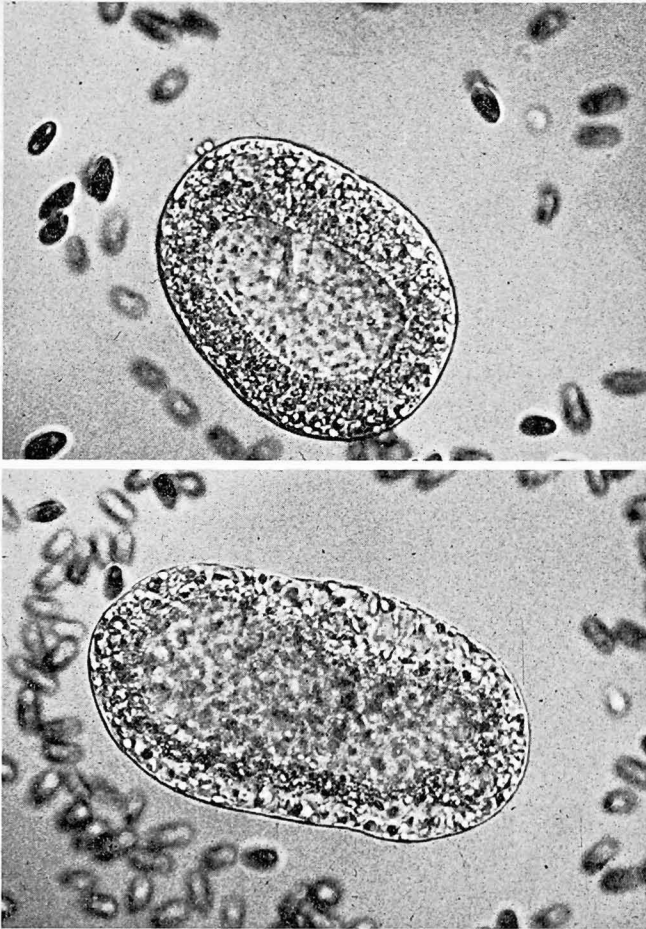


Abb. 5. Zwei Schwärmer von verschiedener Größe

Granula“) beteiligt sind, zieht sich die Eizelle etwas zusammen und beginnt mit einer total-äqualen Furchung.

Die Furchung kann bereits einsetzen, wenn sich die Eier noch in den degenerierenden Tieren befinden. Häufig gelangen aber die Eier schon vorher durch den Zerfall der Tiere oder durch mechanische Verletzung des Dorsalepithels nach außen. In keinem Falle konnte die Furchung

bisher bis zu Ende verfolgt werden, da alle Stadien unter den derzeitigen Kulturbedingungen früher oder später absterben. Wegen der Empfindlichkeit der Stadien war es auch nicht möglich, die Furchung in Zeiträfferaufnahmen über mehrere Teilungen festzuhalten.

Schon von F. E. SCHULZE [9], der *Trichoplax adhaerens* im Jahre 1883 entdeckte, wurde die Auffassung vertreten, daß er „auf die unterste Stufe der Metazoen“ zu stellen sei. Für BÜTSCHLI [1] bildete die Entdeckung den Anlaß zur Veröffentlichung seiner Plakula-Theorie, nach welcher die Stammform der Metazoen nicht eine freischwimmende Hohlkugel, sondern eine auf dem Boden kriechende, zunächst ein-, dann zweischichtige Platte, die sog. Plakula, war. Er wies ausdrücklich darauf hin, daß *Trichoplax adhaerens* in seiner Organisation weitgehend einer solchen hypothetischen Stammform entspricht: Das nutritorische Ventralepithel kann mit dem Entoderm, das Dorsalepithel mit dem Ectoderm verglichen werden. Auch die von den Faserzellen gebildete Zwischenschicht würde dieser Vorstellung nicht widersprechen, da ein „Mesenchym“ bei allen niederen Metazoen — mit Ausnahme der Hydrozoen — vorkommt. Schließlich liefern auch die bisher noch nicht beschriebenen „Verdauungssäcke“ eine anschauliche Illustration für BÜTSCHLIS Gedankengänge über das Zustandekommen der Gastrulation.

Da *Trichoplax adhaerens* keine Bilateralität zeigt, steht er auf einer niedrigeren Organisationsstufe als die von JÄGERSTEN [6] als Stammform der Metazoen postulierte „Bilaterogastraea“. Andererseits könnte er gerade deshalb einen Ausgangspunkt für die Schwämme (Parazoa) bilden, bei denen — zum Unterschied von den Cnidaria und Ctenophora — keine Spur einer Bilateralität erkennbar ist.

Da *Trichoplax adhaerens* aufgrund seiner „diploblastischen“ Organisation auch nicht zu den parasitischen Mesozoa gestellt werden kann, wurde vorgeschlagen, ihn als Vertreter eines eigenen Tierstammes (Placozoa) zu betrachten.

Zur Entstehung des Films Material und Aufnahmetechnik

Der erste Klon von *Trichoplax adhaerens* wurde im August 1969 aus Algenproben isoliert, welche Herr Dr. LUDWIG vom Roten Meer (Elat, Israel) mitbrachte. Anlässlich eines dreiwöchigen Aufenthaltes am dortigen Marine Biological Laboratory¹ im Frühjahr 1971 konnte der Verfasser weitere Algenproben sammeln, aus welchen in Tübingen ein zweiter Klon isoliert wurde.

Die Kultur von *Trichoplax adhaerens* erfolgt in Petrischalen (Durchmesser: 14 cm). Als Futterorganismen verwenden wir marine *Cryptomonas*- und *Chlorella*-Art, die in „Erdschreiber“ an Leuchtstoffröhren gezüchtet werden.

¹ Der Aufenthalt wurde durch eine Reisebeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht.

Filmbeschreibung¹

Teilung

12 B/s bis 15 B/min

1. Die erste Einstellung zeigt die Zweiteilung bis zum Durchreißen des Verbindungsfadens.

Bildfeldbreite 1650 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 15 B/min

2. Beide Tochtertiere können sich abwechselnd „festheften“, d. h. vorübergehend einen festeren Kontakt mit der Unterlage herstellen.

Bildfeldbreite 1260 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 15 B/min

3. Verbindungsfaden bei stärkerer Vergrößerung.

Bildfeldbreite 250 μm ; Interferenzkontrast (Inko); Aufn.-Freq. 12 B/s

4. Durchreißen des Verbindungsfadens und Einbeziehung seines Zellmaterials in den Gewebsverband des Tochtertieres.

Bildfeldbreite 1650 μm ; Schräglicht; Aufn.-Freq. 12 B/s

Tier mit Knospe

Schwärmer

6 B/s bis 24 B/s

5. Kleine Knospe am Rand eines Tieres.

Bildfeldbreite 600 μm ; Schräglicht; Aufn.-Freq. 12 B/s

6. Knospe, welche einen Hohlraum erkennen läßt.

Bildfeldbreite 250 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

7. Kleiner kugelig Schwärmer.

Bildfeldbreite 200 μm ; Schräglicht; Aufn.-Freq. 12 B/s

8. Schwärmer mit zwei Hohlräumen.

Bildfeldbreite 310 μm ; Schräglicht; Aufn.-Freq. 15 B/min

9. Ovaler Schwärmer mit einem Hohlraum, in dem die Geißeltätigkeit des Ventralepithels (hier: innen!) erkennbar ist. Die Verengerungen und Erweiterungen des Lumens beruhen auf Kontraktionen der Faserzellen.

Bildfeldbreite 250 μm ; Inko; 12 B/s

10. Desgl. bei einem mehr langgestreckten Schwärmer. Der Schichtenbau ist hier besonders deutlich.

Bildfeldbreite 250 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 6 B/s

11. u. 12. Zwei „Versuche“ des gleichen Schwärmers, sich durch eine seitliche Öffnung „auszustülpen“.

Bildfeldbreite 250 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 12 B/s u. 6 B/s

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

13. Das gleiche Tier nach vollzogener „Ausstülpung“, von der Seite gesehen.

Bildfeldbreite 390 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 12 B/s

14. Bereits abgeflachter, aus einem Schwärmer hervorgegangener *Trichoplax*.

Bildfeldbreite 200 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 12 B/s

Literatur und Filmveröffentlichungen

- [1] BÜTSCHLI, O.: Bemerkungen zur Gastraeatheorie. *Morph. Jahrb.* **9** (1884), 415—427.
- [2] GRELL, K. G.: *Trichoplax adhaerens* F. E. SCHULZE und die Entstehung der Metazoen. *Naturw. Rundschau* **24** (1971), 160—161.
- [3] GRELL, K. G.: Über den Ursprung der Metazoen. *Mikrokosmos* **60** (1971), 97—102.
- [4] GRELL, K. G.: Eibildung und Furchung von *Trichoplax adhaerens* F. E. SCHULZE (Placozoa). *Z. Morph. Tiere* **73** (1972), 297—314.
- [5] GRELL, K. G., und G. BENWITZ: Die Ultrastruktur von *Trichoplax adhaerens* F. E. SCHULZE. *Cytobiologie* **4** (1971), 216—240.
- [6] JAEGERSTEN, G.: On the early phylogeny of the Metazoa. The bilaterogastraea theory. *Zool. Bidr. Uppsala* **30** (1956), 321—354.
- [7] KUHL, W. und G.: Untersuchungen über das Bewegungsverhalten von *Trichoplax adhaerens* F. E. SCHULZE. (Zeittransformation; Zeitraffung). *Z. Morph. Ökol. Tiere* **56** (1966), 417—435.
- [8] MILLER, R. L.: *Trichoplax adhaerens* SCHULZE, 1883: return of an enigma. *Biol. Bull.* **141** (1971), 374.
- [9] SCHULZE, F. E.: *Trichoplax adhaerens*, nov. gen., nov. spec. *Zool. Anz.* **6** (1883), 92—97.
- [10] SCHULZE, F. E.: Über *Trichoplax adhaerens*, *Physikal. Abh. Kgl. Akad. Wiss. Berlin*, (1891), 1—23.

- [11] GRELL, K. G.: *Trichoplax adhaerens* (Placozoa) — Bewegung und Organisation. E 1918 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1973.
- [12] GRELL, K. G.: *Trichoplax adhaerens* (Placozoa) — Eizellen und Furchungsstadien. Film E 1920 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1973.
- [13] KUHL, W.: Bewegungsverhalten von *Trichoplax adhaereus* (Mesozoa). Film D 1063 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1971.

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1973 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 64 m, 6 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden im Jahre 1971. Veröffentlichung aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen, Prof. Dr. K. G. GRELL, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE; Aufnahme und Schnitt: C. LUDWIG.

Inhalt des Films

Trichoplax adhaerens F. E. SCHULZE ist ein plattenförmiger, allseitig begeißelter Organismus, der systematisch an der Basis der Metazoen steht. Der Film zeigt zunächst die letzte Phase der Zweiteilung. Beide Tochtertiere sind noch durch einen Faden verbunden, der schließlich durchreißt. Die Knospung führt zur Bildung eines freischwimmenden „Schwärmers“. Es werden „Schwärmer“ von verschiedener Größe und Form vorgeführt.

Summary of the Film

Trichoplax adhaerens F. E. SCHULZE is a flat, allround flagellated organism, with its systematic position at the basis of Metazoa. At first, the film shows the last phase of binary division. Both daughter animals are still connected by a thread which finally breaks in two. The budding leads to the formation of a free-swimming "swarmer". "Swarmer" of various size and form are presented.

Résumé du Film

Le *Trichoplax adhaerens* F. E. SCHULZE est un organisme de forme plate, muni de flagelles de tous les côtés, qui se tient systématiquement à la base des métazoaires.

Le film montre tout d'abord la dernière phase de la bipartition. Les deux animaux dérivés sont encore reliés par un fil qui finalement se déchire. Le bourgeonnement aboutit à la formation d'un "migrateur" qui nage librement. Des "migrateurs" de différentes taille et forme sont présentés.