

Das radialpolare Differenzierungsmuster bei *Trichoplax adhaerens*

F. E. Schulze (Placozoa)

The Radial Polar Pattern of Differentiation in *Trichoplax adhaerens*
F. E. Schulze (Placozoa)

Viktor Schwartz

Institut für Biologie III, LS Entwicklungsphysiologie, Universität Tübingen

Z. Naturforsch. **39c**, 818–832 (1984); received April 12, 1984

Trichoplax adhaerens, Radial Polarity, Differentiation

In contrast with the outmost uniform aspect of *Trichoplax* there is a clear cut differentiation between marginal and central cell territories. Dissection and transplantation as well as vital staining show that the marginal material is restricted to a seam approximately 20 µm in width, surrounding the much larger mass of central cells. Isolated marginal or central cell material can not regenerate a complete individual and is therefore doomed to die. Regeneration requires the presence of both components because the cells propagate true to type only, meeting the Ruthmann model (A. Ruthmann, *Cytobiol.* **15**, 58 (1977)). There is no redifferentiation between marginal and central cells. Marginal pieces transplanted into the central area produce an inverted inner edge, surrounding an open hole. Dissection or transplantation borne fragments containing sufficient cells of both marginal and central provenience reassert their cells to the normal relative position. Unbalanced compositions of fragments may be regulated by detachment of surplus material or (in the case of marginal surplus) also by fission, even in very small individuals. This way fission is involved in the regulation of the quantitative relation between these two kinds of cells. A monstrous modification of the shape and physiologic properties demonstrates a disturbance of these regulations. The marginal *versus* central differentiation manifests a radial polarity, till now unknown as to the relation to the histologically discerned cell types.

Einleitung

Trichoplax ist äußerst einfach organisiert [1–3]. Je ein einschichtiges Epithel bildet die Ober- und die Unterseite des plattenförmigen Tieres. Beide Epithelien sind bewimpert. Das Epithel der Oberseite besteht aus flachen Deckzellen, das der Unterseite aus hohen Zylinderzellen. Die Zylinderzellen dienen der Resorption der extrazellulär, unter dem Tier, verdauten Nahrung und mittels ihrer Geißeln der Fortbewegung auf dem Substrat. Beide Epithelien führen eingestreute „Glanzkörper“ (kugelige Lipoidtropfen) enthaltende Zellen, das Zylinderepithel außerdem Drüsenzellen. In dem engen Spaltraum zwischen den Epithelien – einer primären Leibeshöhle vergleichbar – finden sich lang gestreckte oder verästelte „Faserzellen“, welche Kontakte miteinander und mit Epithelzellen bilden.

Ihrer Aktivität werden die Kontraktionen der Tiere zugeschrieben. Es gibt jedoch Hinweise, daß es sich bei ihnen (zugleich?) um erregungsleitende Elemente [4] handeln könnte. Die amöbenähnliche Formvariabilität, die in Verbindung mit den Bewegungen der Tiere auffällt, ist auch in den hier beigegebenen Abbildungen (z. B. 1, 4a, 5a) zu erkennen.

Aufgrund der Eigenheiten des Baues dieses Organismus hat Grell [5] dessen taxonomische Einordnung als *Placozoa* nahe der Basis der Metazoen vorgenommen. Zugleich wurde die lange bewahrte Mißdeutung dieses Tieres als einer Hydrozoenlarve widerlegt.

Die Untersuchung von Entwicklungsprozessen betraf an diesem Objekt bisher die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zweiteilung und Schwärmerbildung [2], die Entwicklung und das Schicksal der Eizellen [1, 6–8] und den Hergang der Zellvermehrung [9]. Alle beobachteten Furchungsstadien sind früh abgestorben [6, 8], haben also entwicklungsbiologischen Experimenten keinen Angriffspunkt bieten können. Die vorliegende Untersuchung

Sonderdruckanforderungen an Prof. Dr. V. Schwartz,
Wolfgang Stock-Str. 2, D-7400 Tübingen.

0341-0382/84/0700-0818 \$ 01.30/0



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

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

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

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

versucht, vor allem durch die Isolierung und Umordnung von Teilen, die Potenzen von Zellen verschiedener Position im Organismus zu klären.

Die Verschiedenheit der Ober- und Unterseite manifestiert dorsoventrale Polarität. Symmetrieebenen gibt es nicht. Jedoch liegt eine nicht unmittelbar auffallende Polarität in radialer Richtung vor. Sie wird im folgenden nachgewiesen, nachdem erste Andeutungen in diesem Sinne schon in früheren Untersuchungen aufgetreten sind [3, 10].

Der Anstoß zu dieser Arbeit kam aus einem Vortrage von K. G. Grell. Erfahrungen mit dem Objekt führten auf die radiale Polarität. Auch an dieser Stelle danke ich dem Kollegen Grell für die Überlassung einer Klonkultur des aus dem Roten Meere stammenden Objektes und des Futterorganismus *Cryptomonas*, sowie für hilfreiche Hinweise. Herrn Dr. H. Kessler (List/Sylt) danke ich für die Bestimmung der beiden Blaualgen und den Herren Dr. H. Frank und E. Freiberg für sachkundige Hilfeleistung bei den Abbildungen.

Methoden

Das Kulturverfahren richtete sich nach Grell und Benwitz [2]. Nur wurde anstelle des Seewassers eine Lösung von 3,2 bis 3,4% käuflichen Seesalzes in entmineralisiertem Wasser mit 10% Erdextrakt verwendet. CaCO_3 -Zugabe machte die Kulturen langlebiger. Wahrscheinlich wurde sie notwendig, weil die verwendete „Erde“ nahezu reiner Buchenlaubkompost mit nur geringen Bodenbeimengungen war.

Für kurzfristig laufende Versuche (etwa eine Woche) konnten die Tiere auf Dickglasobjektträgern (depression slides) gehalten werden. Das Kulturmedium mit ausreichendem Futter stammte dann aus gut wachsenden Kulturen. Unter diesen Verhältnissen begannen die Tiere aber meist nach längerer Zeit zu leiden. Daher ist für länger laufende Versuche die Haltung in kleinen Boverischalen (\varnothing 6,5 cm) bevorzugt worden. Die Raumtemperatur schwankte zwischen 18 und 24°. Zeitlich kontrollierte Experimente liefen bei 23°.

Als Operationsinstrumente dienten neben Wolfarnadeln zumeist Stechborsten aus Stacheln von Bienen und Wespen. Mit dem Zweikomponentenkleber Uhu-plus lassen sich die Stechborsten auf feinen Nadelspitzen befestigen (Halterung der Nadeln durch Einschmelzen in Glasstäbe). Die

Borstenspitzen können, wenn nötig, leicht auf einem feinkörnigen Stein nachgeschliffen werden. Schwierigkeiten beim Operieren ergeben sich manchmal aus der Schleimproduktion der Objekte (Haften an den Instrumenten). Verletzungen rufen nur geringe Bewegungsreaktionen hervor, so daß eine schwierige Operation auch 10–15 min lang dauern darf.

Das Fotografieren der Tiere in ungestörter Position schließt einwandfreie Aufnahmen öfters aus (gewölbter Untergrund von nicht immer homogenem Glase). Umsetzen auf normale Objektträger würde die am Glase haftenden Versuchstiere zu sehr gefährden.

Beurteilung der statistischen Zahlen nach Koller [11].

Vergößerung der Abbildungen: Die einfache Strichmarke entspricht 100 μm , die doppelte (nur in Abb. 15) 10 μm .

Befunde

Randregeneration

Kuhl und Kuhl [12] haben *Trichoplax* zerschnitten und gesehen, daß die Wunden sich „sehr langsam durch Einkrümmung“ schließen. Die Dynamik des Wundverschlusses ist damals nicht genauer verfolgt worden. Diese ist jedoch interessant, weil sie zeigt, daß auch lange Verletzungen ausschließlich durch verbliebene Teile der Peripherie des Tieres überwachsen werden – also nicht aus dem Wundrande neuer Rand des Objektes differenziert wird. Von beiden Enden der Wunde her wird Randmaterial in einer charakteristischen Vorwölbungsbewegung über die ganze Verletzung hinweggeschoben (Abb. 1 b–g). Das zentrale Zellmaterial retrahiert sich unter Aufwulstung und Zusammendrängung der Epithelien und begünstigt so den Wundverschluß (Abb. 1 d, e). Binnen 32 min waren in dem abgebildeten Falle die Erhebungen eingeebnet – offenbar unter Umordnungen in den Epithelien. Dieser Vollzug der Randheilung konnte in sehr vielen Einzelfällen beobachtet werden, weil die weiter unten beschriebenen Randtransplantate im Spender eine heilende Randverletzung zurückließen.

Dieser Regenerationsablauf erweckt die Vermutung, der Rand von *Trichoplax* könne nur aus dem peripheren Zellmaterial, nicht aber aus dem zen-

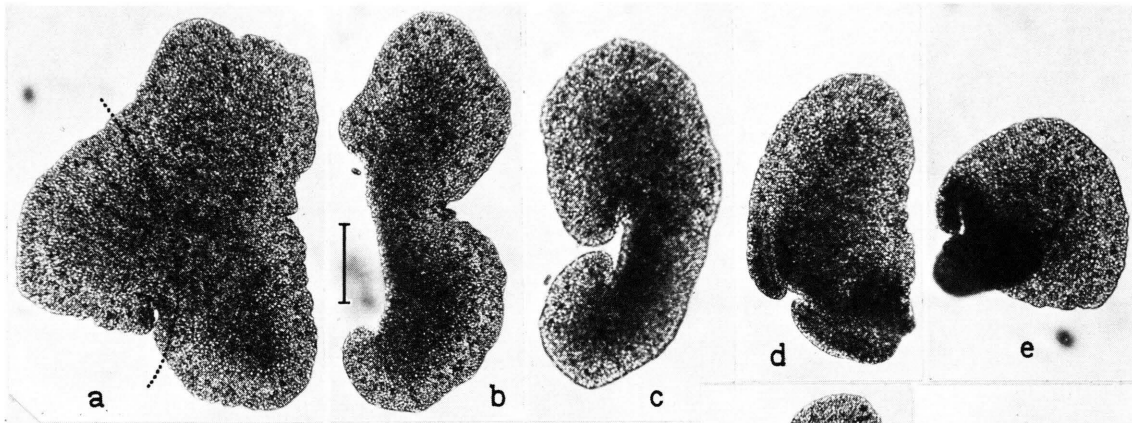


Abb. 1. a–g. *Trichoplax adhaerens*. Dynamik des Regenerationsablaufes. Erhöhte optische Dichte zeigt die Zusammendrängung von Zellen durch Kontraktionen an. a. ungefähre Lage der Schnittpunktlinie (punktiert), b. 1 min nach der Operation, c. 2 min, d. 4–5 min nach der Operation (zwischen c und d öffnete sich die Wunde weiter als bei b), e. 6 min (die Aufwölbungen begannen schon bei d), f. 7 min, g. 32 min. In der 9.–12. Minute wurde ein erneuter Aufwölbungszyklus, wie bei e, durchlaufen.

tralen Bereich ergänzt werden. Diese Annahme bestätigte sich in den folgenden Versuchen. Dem Tier in Abb. 2a waren etwa 5/6 des Randes (Dimension vor der operationsbedingten Kontraktion) genommen worden. Der Rand ergänzte sich vom Rest her (Abb. 2b). Auch noch kleinere Randreste können erfolgreich regenerieren (Abb. 3a–d). Es kommen dann aber auch alternative Reaktionen vor: Absterben des Objektes oder spontane Abtrennung

eines lebensfähigen Zwerges, welcher den Randrest und ein Quantum von zentralen Zellen behält (Abb. 3e). Dann ist die randlos verbleibende Zellenmasse nicht regenerationsfähig und stirbt ab.

Reaktionen isolierter Rand- und Zentralfragmente

Wird einem *Trichoplax* der ganze Rand genommen, so stirbt das Zentralfragment ab. Nach dem vorigen Experiment war dies schon zu erwarten. Unter starker Kontraktion schwindet sein Durchmesser auf etwa 1/3 oder noch weniger (Abb. 4a). Ventral ist die Kontraktion am stärksten. Daher gibt es oft ventrad gerichtete Einkrümmungen zur Mützenform. Die Transparenz und die Beweglichkeit gehen zunehmend verloren. Innerhalb eines oder weniger Tage wird die Kugelgestalt erreicht. Lebhaften Geißelschlag gibt es nur manchmal im Inneren der Kugel (wahrscheinlich invaginierte Zylinderzellen), wie in manchen Reaggregaten aus dissoziierten Zellen (Ruthmann und Terwelp [13]). Die Kugel schrumpft bis zum Absterben binnen 3–9 Tagen. Jedes beliebige Isolat aus dem Zentralbereich, randnäher oder zentraler entnommen, voll-

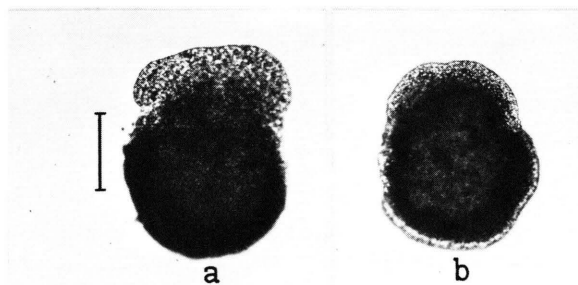


Abb. 2. a und b. Randregeneration nach Verlust von etwa 5/6 des Randes. a. 3 min nach der Operation. Zentralteil schon stark kontrahiert und die Ausbreitung des Randrestes eingeleitet. b. 17 min später.

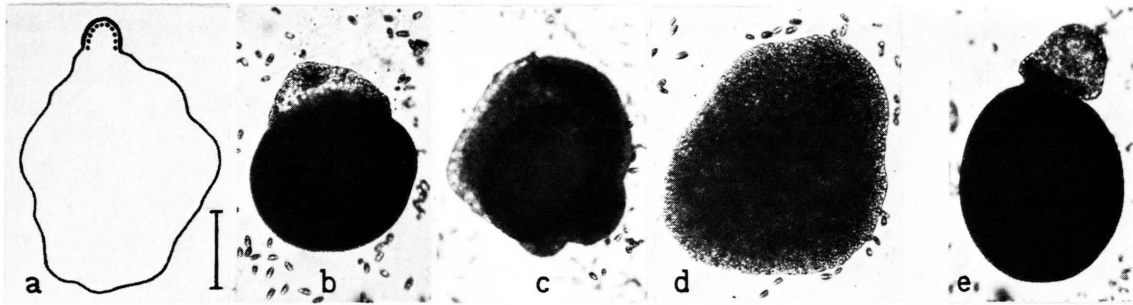


Abb. 3. a–e. Randgeneration aus minimalem Rest. Von einer Randlänge von etwa 2000 μm waren etwa 50 μm erhalten geblieben. a. Maßstabgerechte Umrißskizze nach der Operation, b. 17 h später, c. 23 h: der größte Teil der kontrahierten Zellenmasse setzt sich noch abgekugelt gegen den mobilisierten Anteil des zentralen Zellmaterials ab. d. 47 h: unter Einbeziehung des gesamten Zellmaterials regeneriert. e. ein anderes Objekt, das einen Zwerg abschnürt, während ein großer Teil des Zentralmaterials abgestoßen wird. Dieses starb binnen 3 Tagen ab.

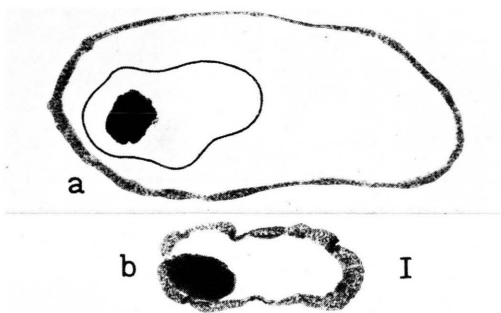


Abb. 4. a und b. Amputation eines breiten Saumes. a. 1 min nach der Operation. Der Rand wandert zentrifugal und der zentrale Rest kontrahiert sich. Ursprünglicher Umriß eingezeichnet. b. 4 min später, nach Ablösung des Randringes vom Substrat.

zieht diesen Ablauf. Randlose Fragmente können also nicht regenerieren.

Demgegenüber vergrößert ein als geschlossener Ring abgetrennter Rand, wenn seine Breite 30–70 μm beträgt (streckenweise mag es auch mehr oder weniger sein), seinen Durchmesser rasch auf das Doppelte oder mehr (Abb. 4a). Seine Zellen wandern auf dem Objektträger zentrifugal nach allen Richtungen. Das beginnt schon während der Operation. Gelegentlich reißt ein solcher Ring an einer schwachen Stelle auf, obgleich die Zellen des äußersten Saumes fester aneinander haften als alle übrigen (Operationserfahrung!). Nach kurzer Zeit (einige min bis 1/2 h) löst sich der Ring vom Objektträger, schrumpft (Abb. 4b) und geht oftmals in

ein wirres Knäuel über. Dieses kann sich auflockern und erneut zentrifugal zu kriechen beginnen. Früher oder später regenerieren die Ringe oder Fragmente eines in solcher Weise abgetrennten Randes komplette, meist sehr kleine Individuen. In 31 auswertbaren Versuchen dieser Art starben alle Zentralstücke, während die Randfragmente regenerierten und sich aufteilten.

Aus diesem Resultat folgte die Forderung, in einer weiteren Serie den Rand so schmal wie möglich abzutrennen. Mit nachgeschliffenen Stechborstenspitzen wurden nun Randstücke zwischen 600 und ungefähr 1250 μm Länge, zweimal auch ganze Randringe, in minimaler Breite gewonnen. Die Breite von maximal 20–25 μm ist im allgemeinen eingehalten worden. Eine Mikrometerskala befand sich stets im Okular. Keines der so entstandenen Randstücke regenerierte einen Zentralbereich. Zentrifugales Davonkriechen gab es bei so schmal abgeschnittenen Rändern nur andeutungsweise. In allen Fällen lösten sie sich schnell vom Substrat und rollten sich schraubenförmig auf (Abb. 5a–c). In den folgenden Tagen gingen die Schrauben in mehr oder weniger gestreckte, z. T. auch verzweigte Gebilde über. Selten gab es kleinflächige Formen (Abb. 5d), vielleicht doch einige Zellen des Zentralbereiches enthaltend. Das Verzweigen geschieht durch Aneinanderheilen zufällig gegebener Kontaktstellen der Wundränder in der Schraube. Die so schmal abgetrennten Randfragmente sind alle binnen 2–16 Tagen zugrunde gegangen. Zuvor teilten sie sich gewöhnlich auf, manchmal bis zu kleinsten Einheiten (20 μm). Da-

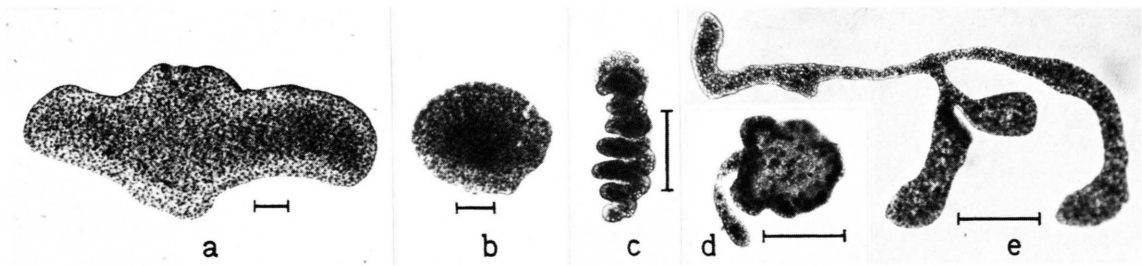


Abb. 5. a–e. Amputation eines schmalen Saumes. a vor der Operation, b. Zentralfragment 2 min, c. Randfragment 7 min nach der Operation. Die Schraube entstand aus einem etwa 900 µm langen Stück des Randes. d und e. Umgestaltung von Randfragmenten. e ist identisch mit c (24 h später). d ist ein anderes Objekt.

mit ist gezeigt, daß der äußerste Rand von *Trichoplax* in einer Breite von 20–25 µm (vielleicht auch etwas mehr) im Isolat nicht regenerationsfähig ist, genau so wie ein Isolat aus dem Zentralbereich.

Die Zentralfragmente aus dem letzten Experiment reagierten anders als diejenigen der ersten Entrandungsserie, aus der die Abb. 4 stammt. Das Bemühen um schmalstes Abtrennen muß, mindestens wo 20 µm unterschritten worden sind, Randzellen dem Zentralstück zugeschlagen haben. So kontrahierten sich die zentralen Reststücke deutlich weniger. Abkugeln und Absterben war selten. 9 Zentralfragmente aus 18 Operationen regenerierten sogar binnen 1–4 Tagen (Abb. 6 a, b), 2 nach 17 und 24 Tagen. 3 starben nach anfänglichem Durchlaufen einer Erholungsphase 13–19 Tage nach der Operation und 4 endeten ohne jede Andeutung einer Regeneration binnen 1–11 Tagen. Die langsam regenerierenden Objekte durchliefen Zustände, welche ein Absterben befürchten ließen. Eine sichtbare Besserung trat dann erst kurz vor der Wiederherstellung ein.

Als Ergebnis aller Entrundungsversuche ist festzustellen: Es gibt bei *Trichoplax* spezifisch marginal und zentral differenzierte Zellen, die außerstande sind, als Isolat den ganzen Organismus zu regenerieren. Regeneration gibt es nur, wenn das jeweils vorliegende Fragment Mindestmengen beider alternativen Zelltypen enthält. Die Deutung für verzögertes Absterben oder Regenerieren heißt dann: Der eine der beiden Zelltypen hat dicht unter oder über der Mindestmenge gelegen.

Das relativ geringe Zahlenmaterial des 2. Entrundungsversuches (18 operierte Tiere) ist nicht ergänzt worden, weil einerseits die Reaktionen der



Abb. 6. a und b. a. Zentralfragment mit regenerierenden Randresten 40 h nach Abtrennen eines schmalen Randes. b) 24 h später, vollständig regeneriert (der dunkle Saum unten am Objekt ist hochgestellter, daher optisch dichter, Rand).

marginalen Fragmente völlig einheitlich ausgefallen sind (alle abgestorben) und andererseits die zahlreichen Transplantationen (im folgenden Abschnitt dargestellt) schon vorlagen und zum gleichen Schluß – der definitiven Potenzeinschränkung auch der marginal spezialisierten Zellen – führen.

Transplantationen

Die Transplantationen sollten zeigen, ob in den Zentralbereich verpflanzte Randstücke zur ortsge-
mäßigen Umdifferenzierung gebracht werden können.

54 auswertbare Experimente liegen vor. Etwa die gleiche Anzahl von Objekten ging vorzeitig verloren.

Wird ein *Trichoplax* durch einen Einschnitt in den Zentralbereich verletzt, so daß beide Epithelien durchtrennt sind oder ein kleines Gewebestück entnommen, so schließt die Wunde sich sofort oder sehr bald. Aber bei Schnittlängen, welche ungefähr $1/2$ oder $3/4$ des Durchmessers des Objektes erreichen, kann die Verletzung sich zu einem großen Loch – bis zur Ringform des ganzen Tieres – ausweiten. Dann kann die Heilung länger dauern. Deshalb kann man hinreichend lange Schnittwunden für Transplantationen nutzen. Der Wundrand läßt sich mit dem eines frisch abgeschnittenen Spenderstückes vereinigen (Abb. 7 a).

Wenn man ein kleines Zentralfragment in der Größe von ungefähr einem Achtel der Fläche des Wirtes implantiert, heilt es nahtlos ein. Enthält das Transplantat aber ein Stück Rand, so bleibt der Anschluß des Transplantates an den Wirt auf den Wundrand des ersteren beschränkt. Der intakte Rand verweigert den direkten Anschluß an das Wirtsgewebe. Deshalb bleibt am Transplantat ein offener Schlitz oder ein Loch bestehen (Abb. 7 b, c). Das transplantierte Randstück krümmt sich, auch wenn es sehr klein ist, U-förmig ein und schließt sich zu einem Ring. Dann ist die ganze Öffnung von normalem Rande gesäumt. Bei kleinen Transplantaten ist dieser inverse Rand optisch besonders

dicht (Zusammendrängung der Zellen). Auf Abb. 8 c macht der Transplantatrand degenerative Veränderungen des äußeren Randes mit. Unter vorübergehend ungünstigen Lebensbedingungen zeigt er so die Forterhaltung des Randcharakters. Bei sehr schnellem Wundverschluß des Wirtes kommt es vor, daß das Transplantat, zur Doppellamelle eingekrümmt, dem Wirt wie eine Fahne aufsitzt. Es wird dann entweder abgeworfen oder nachträglich in die ebene Fläche des Zentralbereiches einbezogen. Als Spender dienten Tiere des gleichen Klonen oder der Wirt selbst. Die mitgebrachten zentralen Anteile des Transplantates sind bald nicht mehr gegen das Wirtsgewebe abzugrenzen. Nur die umrandete Öffnung zeigt die Existenz des Transplantates an.

Das Schicksal gut eingewachsener Randtransplantate variiert. Bei Haltung auf depression slides gibt es ungeklärte Verluste. Dem Verschwinden des Transplantates geht eine Verringerung seiner Größe voraus. Allmähliche Resorption des inneren Randes ist wahrscheinlicher als eine, nach den anderen Versuchen kaum denkbare, Umdifferenzierung in zentrales Zellmaterial. Wenn die Objekte in günstigen Bedingungen leben, gewinnen die Schlitze an Größe. Sie können sich zu großen Löchern ausweiten (Abb. 8 a–e). Der Transplantatrand kann also wachsen. Oftmals wechseln solche Löcher ihre Position im Zentralbereich zwischen randnahen und zentraleren Orten (Abb. 8 a–d). Doch fällt eine allgemeine Tendenz zu peripherer Lage auf. Dort



Abb. 7. a–c. Randtransplantationen in den Zentralbereich. a. frisches Transplantat in der zentralen Wunde, b. großes Transplantat 24 h nach der Operation, c. kleines Transplantat 42 h nach der Operation.

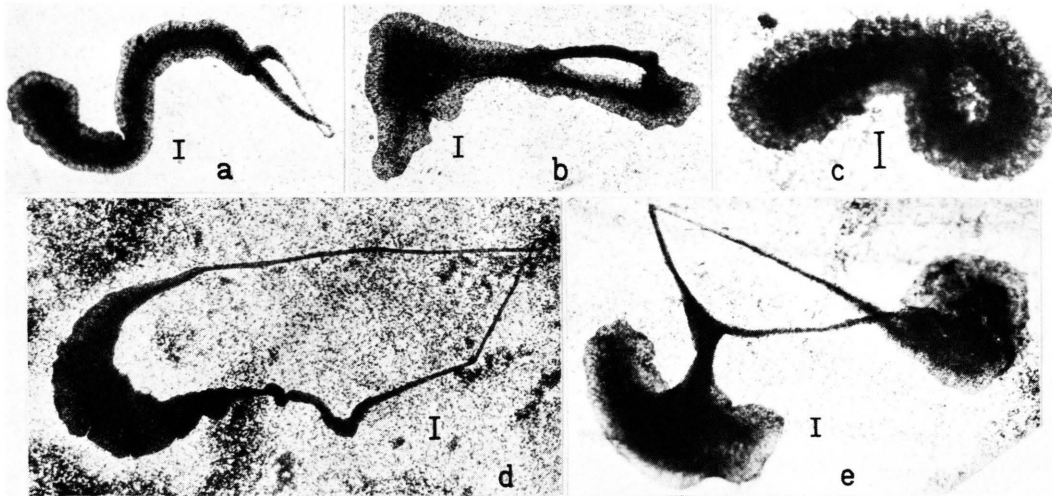


Abb. 8. a–e. Größen- und Lageänderungen von Transplantaten. a. 66 h, b. 88 h nach der Operation, c. 4 Tage nach der Operation, unter Veränderung des Kulturmediums leidend, d. 6 Tage später als c in frischem Kulturmedium (am folgenden Tage zerfiel der fadendünne Teil in Zwerge). e. ein anderes Objekt mit in den Teilungsstrang verlagertem Transplantatloch, 4 Tage nach der Transplantation.

können sie, sehr variierend, nach 1–9 Tagen verschwinden – höchstwahrscheinlich durch Anschluß an den äußeren Rand und teilweises oder völliges Aufgehen in diesem (Abb. 9a, b). Sehr große Löcher können dennoch tagelang in ganz peripherer Position erhalten bleiben, ohne den Anschluß an den Wirtsrand zu erreichen (Abb. 8d, e). Sie werden manchmal, wie gelegentlich auch kleine Transplantate, vor der Teilung des Wirtes in die Teilungsebene verlagert. Vor der Trennung verbinden dann zwei Zellenstränge die Schwesterindividuen (Abb. 8e), anstatt des (normalerweise!) einen. Nur ein Teil der extrem langen Lochränder fällt hernach dem Rande ihrer Träger zu. Es bleiben Zipfel überschüssigen Randmaterials erhalten, die, unabhängig von den Gestaltveränderungen der Tiere, nicht eingezogen werden. Dies steht im Gegensatz zur Einordnung der Reste des Teilungsstranges nach einer ungestörten Teilung. Die Zipfel gehen dann in Zwergen auf, die abgeschnürt werden. *Trichoplax* kann offensichtlich nur begrenzte Mengen marginal spezialisierter Zellen einbauen, wenn sie ihm in dieser Weise aufgenötigt werden. Von kleinen Transplantaten befreiten sich die Tiere vereinzelt, indem sie diese bei einer Teilung mit der Mitte des Teilungsstranges aussonderten (Abb. 9c).

Marginal spezialisierte Zellen bewahren also ihre Differenzierung auch in der ganz abnormen Ein-

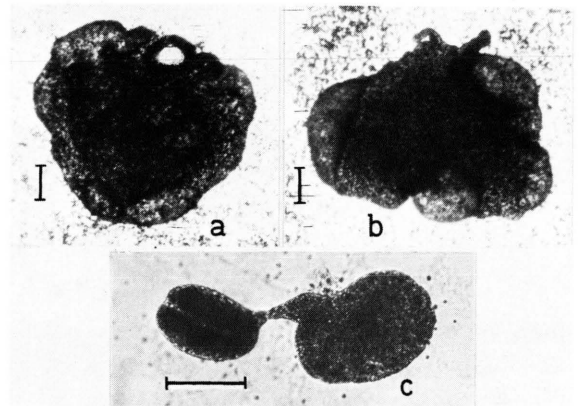


Abb. 9. a–c. Verlust von Transplantaträndern a u. b durch Öffnen eines Loches nach außen, c durch Abstoßen aus dem Teilungsstrang zwischen zwei Tochtertieren. a. 8 Tage nach der Operation. b. 2 Tage später. Die Zipfel zerfielen binnen weiterer 3 Tage in sehr kleine Zwerge. c. vom Abstoßungsprodukt des Teilungsstranges trennte sich das Transplantat (links) nachträglich ab.

ordnung innerhalb der Zentralregion. Das wird auch erkennbar, wenn einem Träger eines zentral gelegenen Randtransplantates der äußere Rand genommen wird. Dann wird der Transplantatrand in geschlossenem Verbande an die nun marginalzellenlose Peripherie verlagert und so die normale Organisation wiederhergestellt (Abb. 10a–h). Al-

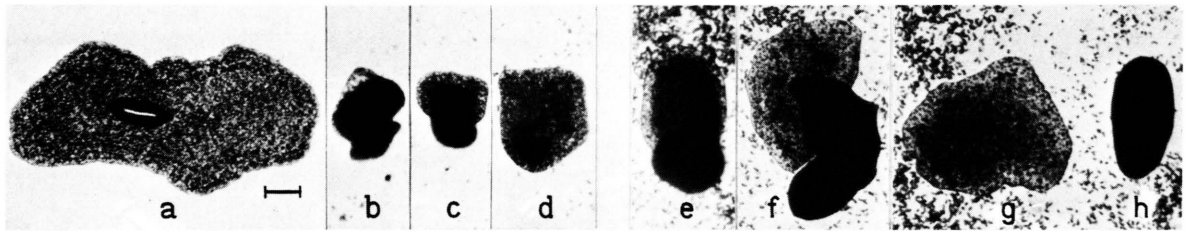


Abb. 10. a–h. Der Transplantatrand wird zum äußeren Rande, a–d unter Verwendung des verbliebenen Zellmaterials, e–h unter Abstoßung eines Teiles der Zellen des Zentralbereiches. a. Abtrennung eines breiten Randes 17 h nach Implantation eines Randstückes. Ungefähre Lage der Schnittlinie der 2. Operation punktiert. b. 24 h nach der 2. Operation: unter der kontrahierten zentralen Zellenmasse hat die Bildung des kriechfähigen Individuums begonnen, c. 7 h später, d. Regenerat 3 Tage nach der 2. Operation, e. ein anderes Objekt, dem Stadium c entsprechend, nur 6 h nach der 2. Operation, f. 15 h später, g und h. das Regenerat und abgestoßenes Zentralmaterial 48 h nach der 2. Operation.

lerdings kommt es dabei leicht dazu, daß das marginale Material des Transplantates sich in Verbindung mit einem kleinen Anteil zentraler Zellen als ein Zwerg vom randlosen Restmaterial abtrennt. Dieses stirbt dann ab (Abb. 10 h).

Teilung und relative Quantität der alternativen Zelltypen

Nach einer Teilung müssen die Tochtertiere einen insgesamt längeren Rand besitzen als zuvor das ungeteilte Individuum. Dies erfordert eine überproportionale Vermehrung der marginalen Zellen vor, während oder nach der Teilung, also eine Regulation der relativen Quantität der Zellen mit marginaler und zentraler Differenzierung. Man kann deshalb fragen, ob eine experimentelle quantitative Verschiebung des Rand/Zentrum-Verhältnisses Einfluß auf den Termin der nächsten Teilung hat.

Zwei Experimente hierzu sind ausgeführt worden: 1. Hinzutransplantation von großen Stücken des Randes oder des Zentrums (Vergrößerung des Systems); 2. Amputation eines Drittels bis der Hälfte des Randes oder etwa der Hälfte des Zentrums (Verkleinerung des Systems). Die Hinzutransplantation von großen (nicht zu schmal abgeschnittenen) Stücken des Spenderrandes ist ohne Zellverluste des Wirtes möglich, allerdings technisch nicht einfach. Ein radialer Einschnitt durch den Rand in den Zentralbereich des Wirtes öffnet sich zu einem langen Wundrande, welcher als Implantationsort dienen kann.

Die Versuchstiere entstammten einer Kultur im Stadium guten Wachstums. Das Transplantations-

verfahren war mit großen Verlusten an auswertbarem Material verbunden, weil große Transplantate, selbst nach offensichtlich gutem Anschluß an den Wirt, häufig wieder abgestoßen wurden. Mittelstücke gingen dann als ein Fragment verloren, Randtransplantate als mehr oder weniger zahlreiche Zwerge. Daher überwiegen in der Tabelle I die minder schwierigen Amputationsversuche. Die Resultate beider Verfahren liegen aber so nahe beieinander, daß keine Bedenken gegen die Summierung in der Tabelle bestehen. Dies zeigt zugleich, daß geringere individuelle Größe die Teilung nicht verhindert (s.a. die spontane Aufteilung isolierter Randstücke im Entrandungsversuch).

Wenn man aus der Mitte eines Tieres ein großes Stück ausschneidet, ist der Rand sichtbar zu lang für das verkleinerte Tier (Abb. 11 a, b). Es besteht Überversorgung mit marginal differenzierten Zellen. Im reziproken Experiment (partielle Randamputation) wird der Rand regeneriert, aber unter Dehnung des verbliebenen Randanteils. Daraus dürfte eine gewisse Unterversorgung mit marginalen Zellen folgen. Tab. I zeigt das Ergebnis dieser 6tägigen Versuche. Die Teilungshäufigkeit bei den nicht operierten Kontrollen besagt, daß in der verwendeten Kultur gesundes Wachstum stattfand. Die zentrexstirpierten Tiere kamen dennoch im Vergleich mit den Kontrollen sehr beschleunigt zur Teilung. Am 2. und 3. Tage nach der Operation haben schon 82% dieser Tiere sich geteilt (einige schon in 3, 4 oder 5 Individuen). Dagegen drückte der Verlust eines Randstückes die Teilungsbereitschaft signifikant herab.

Man darf also damit rechnen, daß auch im normalen Entwicklungsablauf die relative Quantität

Tab. I. Teilungen und relative Quantität der alternativ determinierten Gewebeanteile.

	Amputation	Transplantation	n	geteilt		Differenz zur Kontrolle, %	maximale Zufalls- differenz
				absolut	[%]		
marginaler Überschuß	23	5	28	28	100	+46	27,3
Kontrolle			50	27	54	-34,1	31,7
zentraler Überschuß	23	14	37	7	18,9		

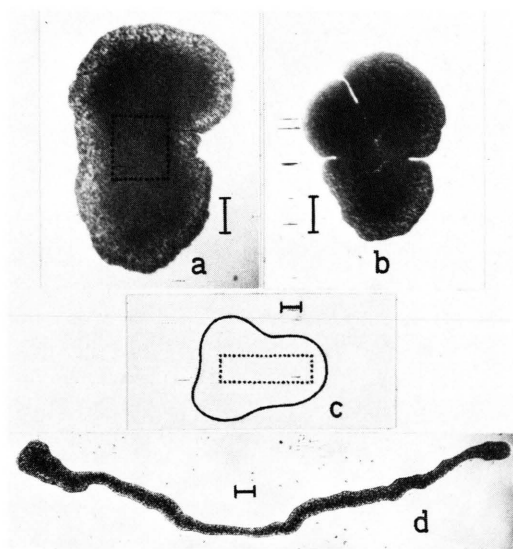


Abb. 11. a–d. 2 Reaktionen der Gestalt auf zentrale Ex-Extirpationen. a. ungefähre Größe des entnommenen Stückes (punktiert), b. tiefe Einziehungen des Randes nach 1 h, c. Protokollskizze einer anderen Operation, d. 17 h nach der Operation.

der marginalen Zellen Bedeutung für den Teilungstermin hat.

Zwei weitere Phänomene verursachte der Randüberschuß in diesem Versuch. Erstens: So lange die verstärkte Teilungsaktivität anhielt, waren die Tiere auffallend lang gestreckt, weit über das in gesunden Kulturen übliche Maß der Formvariabilität hinaus (Abb. 11c, d), auch wenn sie schon durch die wiederholten Teilungen sehr klein geworden waren. Zweitens: Durch Abschnüren kleiner Knospen (=Zwerge) wurde überschüssiges Zellmaterial abgestoßen (s.a.S. 824 Randüberschuß nach

Transplantationen). Die häufigste Bildung solcher Zwerge – in 26 von 28 Fällen (93%) – gab es in der Gruppe mit relativ vermehrtem Rande. Bei den Kontrollen waren es 15 von 24 (62%); bei Überschuß von zentralem Zellmaterial nur 7 von 37 (18,9%). Im vorliegenden Versuchsmaterial ist diese Regulationserscheinung nur bei Randüberschuß und nur am Rande der Tiere direkt gesehen worden. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß Zwerge auch im Zentralbereich entstehen können (vielleicht die eben genannten 18,9%). Viele Zwerge gehen zugrunde. Es gibt aber auch wachstumsfähige Individuen unter ihnen.

Entwicklung einer Monstrosität

Mit der relativen Quantität marginal und zentral differenzierter Zellelemente hängt auch die Entstehung der von Kuhl und Kuhl [12] als „fadenförmig“ beschriebenen Mißbildungen zusammen. Sie werden gelegentlich in überalterten Kulturen angetroffen (Abb. 12). Es handelt sich um eine Modifikation der Gestalt, welche durch chemische Einflüsse hervorgerufen wird. Die Abb. 13 entstand bei einem Versuch mit Konzentrationsstufen einer bestimmten Erdextraktprobe. In allen 4 Kulturen, deren Medium 30% dieses Extraktes enthielt, entwickelten sich zahlreiche Monstren. Auch die 2 an Einzeltieren unternommenen Versuche lieferten je eines. In Kulturmedium mit 10% des gleichen Erdextraktes teilten die mißgebildeten Tiere sich in kleine Einheiten auf (Abb. 13), die sich zum Teil normalisierten und lebensfähig blieben. Dieser Versuch war nicht reproduzierbar. Eine zufällige Beimengung der Erde muß entscheidend gewesen sein. Sicher reproduzierbar ist aber die Induktion

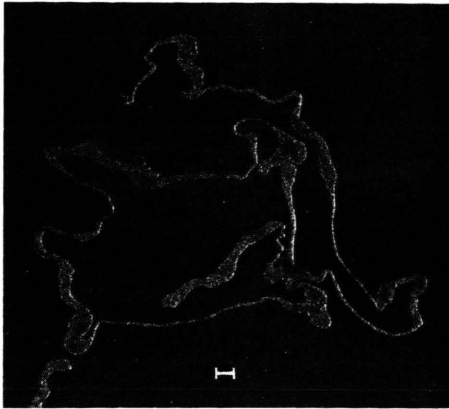


Abb. 12. Fadenmonstrum an der Oberfläche einer alten Kultur.

der Monstrosität durch Anwesenheit von (oder Fütterung mit) Blaualgen, besonders sofern die CaCO_3 -Zugabe zum Kulturmedium unterbleibt. Die beiden auch je einzeln wirksamen Blaualgen waren *Lyngbya aestuarii* und *Anabaena spec.* aus dem Nordseewatt bei Juist. Kuhl und Kuhl [10] fanden die Mißbildungen in alten Seewasseraquarien. Auch hier gibt es also den Verdacht auf von Blaualgen ausgehende Einflüsse.

Das erste Kennzeichen der Monsterbildung ist eine Verdickung des Randes – Stauchung durch Vermehrung der marginalen Zellen. Der Rand wird optisch dichter (wegen der schwachen Vergrößerung nur schwer erkennbar auf Abb. 13a und b). Dann bilden sich Randeinsenkungen in den Zentralbereich hinein (Abb. 13b). Die Mobilität aller Zellen nimmt auffallend zu. Die Randeinsenkungen entstehen und verschwinden wieder (häufig nur in wenigen Minuten), selbst wenn sie, wie in Abb. 13b, schon tief eingewachsen sind. Man sieht die Zellen die Peripherie entlang in die Einsenkungen hinein oder wieder hinaus strömen. Auch im Zentralbereich entwickeln sich Strömungen des Zellmaterials in wechselnden Richtungen. Im Übergang in die Streckungsphase (Abb. 13c) entsteht sehr häufig, doch nicht in jedem Falle, eine Randeinsenkung, die so lang ist, daß sie nur in spiraliger Aufwindung den nötigen Raum findet (Abb. 14a und b). In den in die Tiefe vordringenden Spitzen der Einsenkungen und ihrer Abzweigungen häufen sich die marginalen Zellen so stark, daß sie tief dunkel erscheinen. Die weiter zurückliegenden Teile ver-

armen an Randzellen. An fixierten Präparaten solcher und etwas späterer Stadien findet man deshalb unregelmäßige Verteilungen der kleinen Marginalzellen, wechselnd von dichter Anhäufung (auch in übernormaler Randbreite) bis zu äußerster Spärlichkeit (oder Fehlen?).

Zwei Veränderungen während der Monsterentwicklung lassen sich anhand der Abb. 13 mit einiger Annäherung verfolgen: die gesamte Randlänge und die Flächenausdehnung (Tab. II). Die Peripherie nahm auf das $3\frac{1}{2}$ -fache zu. Diese Länge blieb auch nach der Aufteilung in noch nicht durchgehend normale Einheiten (Abb. 13f) nahezu erhalten. Der geringe Rückgang zum letzten Stadium kann auch durch höheren Kontraktionsgrad oder unbemerkten Verlust kleiner Teilungsprodukte entstanden sein. Der Fortbestand der vergrößerten Randlänge über die Aufteilung hinweg läßt auf einen starken Zuwachs an marginalen Zellen schließen.

Als Äquivalentwerte für die Flächenausdehnung wurden die Gewichte von Ausschnitten aus homogenem Transparentpapier verwendet (Kontrollwerte von wenige cm^2 messenden Ausschnitten um 0,5–4,5% schwankend). Dieses Flächenmaß sinkt bis zum Erreichen der maximalen Randlänge auf die Hälfte ab. Dann steigt es etwas an. Da es Umdetermination von zentralem in marginales Zellmaterial offenbar nicht gibt, muß der Randzuwachs das Baumaterial aus Reserven oder aus dem Abbau zentraler Zellen bezogen haben.

Da eine Überproduktion der marginalen Zellen die Monsterentwicklung einleitet, erhält man Bilder, welche den Frühstadien der Monster ähneln, wenn man mit anderen Mitteln Randstauchungen herbeiführt. Einen schwachen Effekt in dieser Richtung

Tab. II. Annäherungswerte für die Veränderungen von Umfang und Flächenausdehnung der Objekte der Abb. 13a–f in Prozent der Dimensionen des Stadiums a, das schon im Beginn der Umgestaltung ist. Stadium b ist nicht meßbar.

Stadium	Umfang	Flächenäquivalent nach dem Gewicht von Ausschnitten
a	100	100
c	229	67
d	345	48
e	345	51
f	320	63

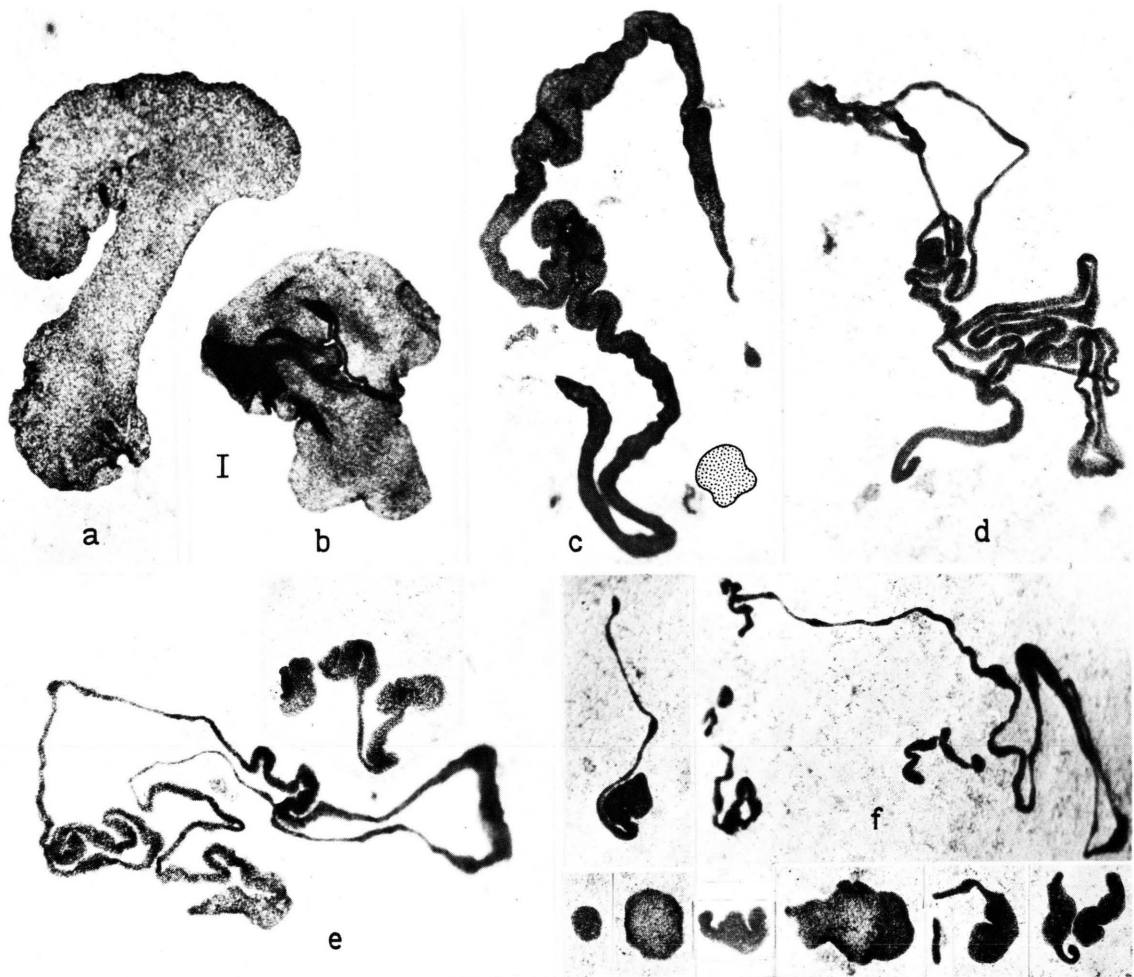


Abb. 13. a–f. Auslösung und Überwindung der Monstrosität. a. 30 h nach Übertragung in Kulturmedium mit 30% Erdextrakt, b. bei 47 h mit tiefer Randeinsenkung, c. nach 5 Tagen Streckung und Abteilung zweier Stücke (das größere eingezeichnet, weil außerhalb der Aufnahme), Mediumswechsel 30% → 10% Erdextrakt, d. 7. Tag: weitere Streckung, e. 8. Tag: lokale Zellanhäufungen und beginnender Zerfall, f. 11. Tag: in 14 Stücke aufgeteilt, darunter normale und fast normale Tiere. Am 12. Tage waren 25 Teilungsprodukte und keine Fadenabschnitte vorhanden.

gibt es schon, wenn Einzeltiere in frisches Medium übertragen werden. Der Zentralbereich kontrahiert sich etwas und die Marginalzone wird zusammengedrängt. Sie erscheint dann in diffusem Licht (weißer Hintergrund) optisch dichter (Abb. 16 a). Das kann auch zu kleinen Randeinsenkungen führen. Mit der Ausbreitung und Ausglättung des Tieres verschwindet die Hervorhebung des Randes sogleich. Eine starke Reaktion der marginalen Zellen erhält man durch Ammoniakewirkung (hochverdünnte Lösung oder kurzfristige Gaseinwirkung).

Die marginalen Zellen (wahrscheinlich nur sehr periphere Anteile des Randes) quellen auf. Das führt zur Stauchung des Randes, die zugleich durch zentrale Kontraktion verstärkt wird, so daß das Bild früher Monsterstadien kopiert wird (Abb. 16 d). Auch die auffälligen Zellenströme im Zentralbereich gibt es im Ammoniakversuch. Die hohe Mobilität der Zellen bewirkt, daß schon unter leichtem Deckglasdruck die Epithelien auseinanderfallen. Dabei werden Faserzellen sichtbar, die nur kurze oder keine Fortsätze besitzen, welche ansonst,

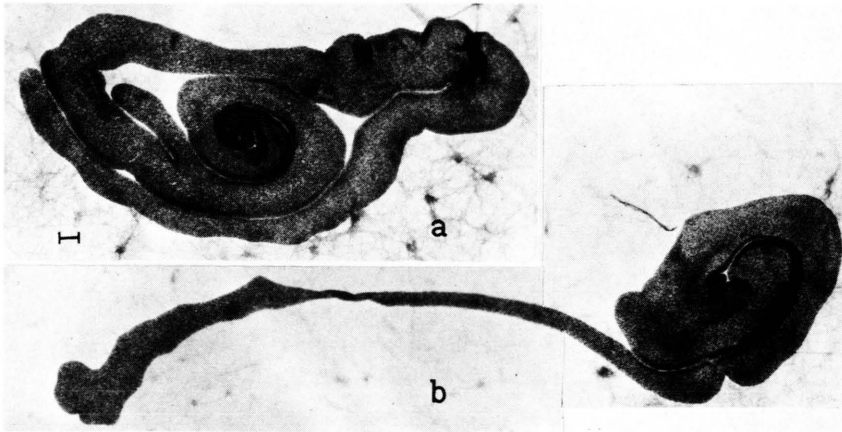


Abb. 14. a und b. Spiralige Aufwindung der Randeinsenkung während der Monsterentstehung (zwischen die Stadien b und c der Abb. 13 einzuordnen). a. die vordringende Spitze einer Abzweigung der Spirale hat in diesem Falle den Anschluß an die Peripherie hergestellt und damit das Tier geteilt, b. beginnende Streckung mit Abwicklung der Spirale. Zwei verschiedene Objekte.

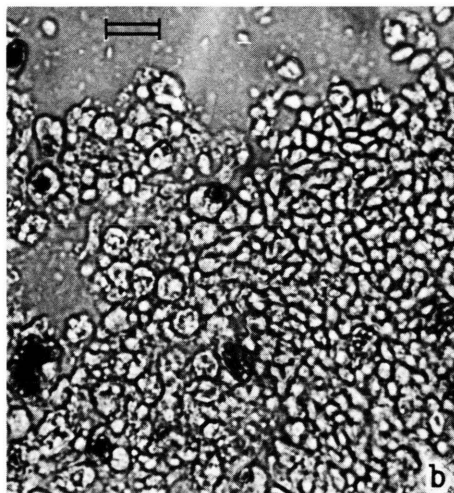
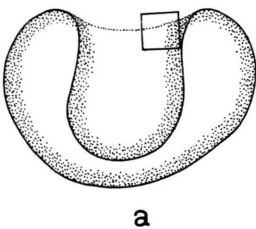


Abb. 15. a und b. Größenvergleich von Rand- und Zentralzellen bei Festlegung des Objektes im Rotokompressor. a. Schema der Lage des einfach gefalteten Objektes und des Ausschnittes b. Rand punktiert (seine Breite übertrieben!), b. die auseinander fallenden Zellen, rechts des Randes, links des zentralen Areales. Doppelte Strichmarke: 10 µm.

bei Quetschung normaler Tiere leicht zu beobachten sind.

Ergänzende Vergleiche von zentralem und marginalem Areal

Nach Kernfärbung durch die Feulgenreaktion oder mit Hämalaun erkennt man am Rande eine erhöhte Kerndichte. Schrumpfung des Randes läßt sich durch geeignete Fixierung weitgehend ausschließen. Die daraus entstehende Vermutung geringerer Zellgröße des Marginalsystems bestätigte sich an Tieren, die durch Festlegen ohne Quetschung unter ölumrandeten Deckgläsern oder im Rotokompressor zum Epithelzerfall gebracht wurden (Abb. 15b). Durch die in diesem Falle zugleich gegebene Faltung des Objektes liegen Rand- und Zentralzellen an der Peripherie des Tieres, wo die Bedingungen für das Auseinanderfallen der Zellen besonders günstig sind. Während der Rand ausschließlich aus kleinen Zellen besteht, finden sich im Zentralbereich Zellen verschiedener Größen. Dem Kulturmedium waren im vorliegenden Falle 175 mg/ml Dextrin (weiß) zugegeben worden, um durch die gesteigerte Viskosität die Brownsche Bewegung zu hemmen. Die dunklen Stellen in der linken Bildhälfte markieren besonders große Zellen (sie breiteten sich hernach flacher aus) – vermutlich tetraploide Faserzellen [9], deren Fortsätze eingezogen sind. Die Breite des kleinzelligen Saumes

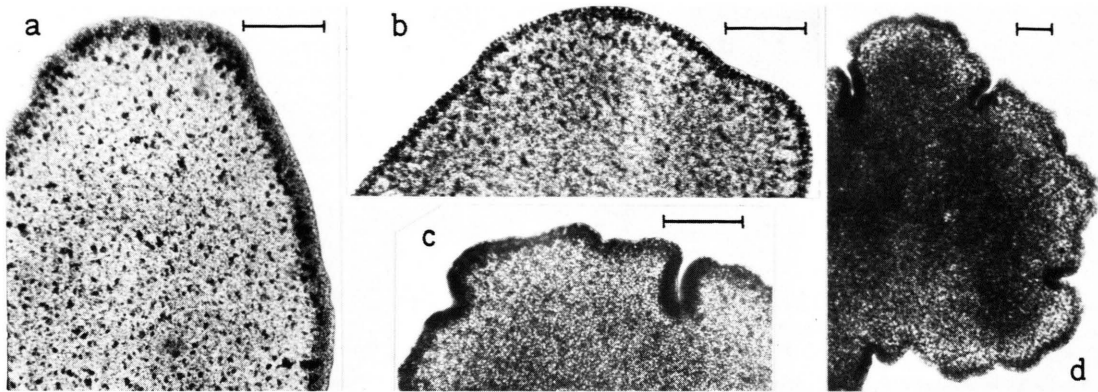


Abb. 16. a–d. Einige der Möglichkeiten, den Marginalsaum hervorzuheben. a. leichte Kontraktion des Tieres mit Stauung des Randes, b und c. Vitalfärbung mit Neutralrot bei geringer und stärkerer Kontraktion, d. Kontraktion und Randstauchung nach Ammoniakewirkung. a und d ungefärbt.

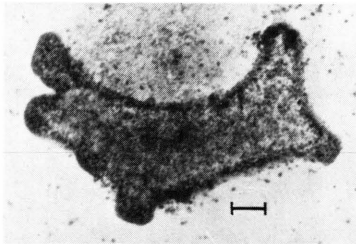


Abb. 17. Bevorzugter Verlust von Zellen aus dem Zentralbereich nach 16stündigem Aufenthalt in Ca-frei angesetzter seewasserähnlicher Salzlösung. Nahe dem Objekt Reste der frei gewordenen Zellen. CaCl_2 -Zugabe führte binnen 24 h zur Normalisierung.

deckt sich befriedigend mit derjenigen der experimentell erschlossenen spezifisch determinierten Marginalzone. Die Grenze zwischen den Zonen der Zellgrößen ist häufig auch durch die Konkrementaggregate markiert. Diese finden sich nur ausnahmsweise zwischen den kleinen Zellen. Im intakten Gewebsverband liegen sie verstreut im Zentralbereich und deutlich gehäuft in der Peripherie des Zentralbereiches (Abb. 16 a), also an dessen Grenze. Die Glanzkörper, die es beiderseits der Grenze gibt, fehlen in Bildern wie Abb. 15 b, weil sie rasch unter Aufquellen zerfallen. Kleine Konkrement-Einzelpartikel sind auch in den kleinen Zellen nahezu allgemein enthalten.

Auch mit Vitalfärbungen, von Rassat und Ruthmann [10] erstmals angewendet, ist ein Randsaum

entsprechender Breite darstellbar (Abb. 16 b und c). Außer Neutralrot und Janusgrün (nach Rassat und Ruthmann) ist auch Methylenblau verwendbar. Die Farbstoffe werden in gleicher Weise auch von Randtransplantaten gebunden, die mitten im Zentralbereich liegen. Intrazelluläre Partikel binden den Farbstoff. Das geschieht in weit geringerer Quantität auch im Zentralbereich.

Auf weitere histophysiologische Verschiedenheiten zwischen Rand und Zentralbereich sei nur kurz hingewiesen. Nach Ammoniakewirkung fallen die marginalen Zellen bald auseinander. Die Zentralzellen hängen noch nach Stunden zusammen, wobei die nun außen liegenden Konkrementaggregate die Einhaltung der Grenze kennzeichnen. Ähnlich zeigt ein seit 15 Stunden unter Deckglas (Paraffinölrand) ohne Pressung festliegendes Tier den vorausseilenden Zerfall des Randes. Dagegen beginnt in Ca-Mangelmedium der Zerfall im Zentralbereich (Abb. 17). Wenn ein solches Objekt sich nach Ca^{2+} -Zuführung erholt, teilt es sich in zahlreiche Zwerge auf: ein sicheres Kennzeichen des Marginalzellenüberschusses. Nach Abtöten eines *Trichoplax* durch Gefrieren und Auftauen setzt sich der Rand, als transparenter, scharf gegen den Zentralbereich ab. Nach Fixierung färben verschiedene Farbstoffe (Methylgrün-Pyronin, Hämalan, Azokarmin) den Rand intensiver als den Zentralbereich. Auch an die speziell den Rand betreffende Schädigung durch gealtertes Kulturmedium (Abb. 8 c) kann hier erinnert werden.

Diskussion

Die alternative Differenzierung der Zellen des Randes und des zentralen Bereiches von *Trichoplax* ist Ausdruck einer radialen Polarität. In den bisher vorliegenden Untersuchungen sind dem Rande drei Besonderheiten zugeschrieben worden, ohne daß es dabei Angaben über die Breite des Randes gegeben hat. Erstens entdeckten Rassat und Ruthmann [10] seine Vitalfärbbarkeit mit Neutralrot und Janusgrün B. Zweitens schlossen diese Autoren aus raster-elektronenmikroskopischen Aufnahmen auf das Vorliegen eines den Rand begleitenden Ringkanales. Diesen konnten Grell und Benwitz [3] jedoch anhand von Schnittbildern nicht bestätigen. Drittens stellten Grell und Benwitz [3] das Fehlen von Faserzellen in Randnähe fest. Die eigene Reproduktion der Vitalfärbungen (auch mit Methylenblau) ergab in Übereinstimmung mit den Ergebnissen der Regenerationsversuche einen 15–25 µm breiten Randsaum von spezifisch differenzierten Zellen. Dieser tritt auch schon bei leichter Kontraktion des Tieres sichtbar hervor. Es handelt sich um die relativ kleinen Zellen mit marginaler Differenzierung. Die alternativen Determinationszustände, welche den marginalen und den zentralen Bereich unterscheiden, können bisher keinem der histologisch bekannten Zelltypen zugeordnet werden. Eine gemeinsame (z. B. corticale) Eigenschaft der Zylinder- und Deckzellen des Randes könnte ebenso eine Rolle spielen, wie die Beschränkung der Faserzellen auf den Zentralbereich.

Der festere Zusammenhalt der alleräußersten Zellen des Randes, der bei Operationen auffällt, und das schraubige Aufrollen sehr schmal abgeschnittener Ränder verraten eine radialpolare Differenzierung sogar noch innerhalb des marginalspezifisch differenzierten Randes. Die Aufwicklung zur Schraube muß durch einen Unterschied der (wahrscheinlich elastischen) Kontraktilität von Strukturelementen bedingt sein, welche parallel zueinander und zur Peripherie liegen.

Die alternative Differenzierung in marginales und zentrales Zellmaterial ist definitiv. Wechselseitige Umdifferenzierungen fanden sich nicht. Nur wenige Umdifferenzierungen von Zellen sind bei *Trichoplax* bekannt geworden oder werden diskutiert. Zumeist stehen sie in Beziehung zur Keimzellenbildung. Faserzellen können Follikel- und Nährzellen werden. Gonen scheinen aus Zylinderzellen

hervorzugehen [4]. Die große Lipoidtropfen führenden Zellen (Glanzkörper) entstehen offenbar aus degenerierenden begeißelten Zellen beider Epithelien. Zylinder-, Deck- und Faserzellen vermehren sich nach Ruthmann [9] mitotisch unter Beibehaltung ihres histologischen Charakters. Ein totipotenten Ausgangsmaterial, den Archaeocyten vergleichbar, scheidet nach Ruthmann aus. In der gleichen Weise muß sich der alternative Determinationszustand Rand/Zentrum in den Zelllinien erhalten, die ja ununterbrochen durch die asexuellen Generationen hindurchlaufen. Ob sie jemals in Determinationsprozessen einer Embryonalentwicklung neu gestartet werden, ist heute noch zweifelhaft. Teilprozesse der Befruchtung und früher Furchungsstadien sind einwandfrei erkannt worden [1]. Aber alle bisher beobachteten Embryonen sind früh abgestorben [6, 8].

Ruthmann [9] hat bereits geschlossen, daß es Regulationen der Quantität der verschiedenen histologisch unterschiedenen Zelltypen bei *Trichoplax* geben müsse. Eine ganz entsprechende Forderung ergibt sich hier anhand der quantitativen Relation zwischen zentral- und marginal differenzierten Zellen. In diesem Falle können aber regulierende Mechanismen genannt werden: die Teilung und das Abschnüren von Zwergen. Grell [1] hat schon beobachtet, daß „häufig kleine Bruchstücke von Tieren abgestoßen werden“. Das Abknospen am Rande ist im hier vorliegenden Material beobachtet worden. Als regulative Abstoßung zentralen Materials dürfen vielleicht die von Grell und Benwitz [2] beschriebenen dorsal sich ablösenden Knospen gedeutet werden; jedenfalls aber die massiven Verkleinerungen des Systems nach schweren Eingriffen wie auf Abb. 3e und 10e–h. Auch die Abstoßung großer Transplantate zeigt, daß das System starke Abweichungen von der richtigen Relation perzipiert und regulierende Mechanismen einsetzt. Dennoch zeigt die Fadenmonstrosität, daß Randüberschuß nicht in jedem Falle sofortige Regulationen erzwingt. Noch unbekannte Faktoren verhindern sie hier. Ruthmann und Terwelp [13] stellen die Frage, warum in Aggregaten aus zuvor dissoziierten Zellen „gewöhnlich“ die Gestaltbildung ausbleibe. Die hier vorgelegten Befunde erlauben die Deutung: weil ihr Gehalt an den beiden alternativ determinierten Zellsorten zu unausgewogen ist (vielleicht auch, weil die marginalen Zellen kein Kontinuum mehr bilden).

Das gegensätzliche Bewegungsverhalten von Rand und Mitte bei hinreichend breit abgeschnittenem Rande (Abb. 4) besagt etwas über das Zusammenspiel dieser Bereiche im intakten Tier bei der Fortbewegung und bei der Wahrung der normalen Gestalt. Randnahe Zentralzellen sind mit abgeschnitten worden und verhindern das Aufrollen des Randes zur Schraube. So kann der Kontakt mit dem Substrat erhalten bleiben, der für das zentrifugale Wandern auf den Geißeln der Zylinderzellen notwendig ist. Diesem Verhalten entsprechend bewegen sich Zentralfragmente, die nur ein kleines Stück Rand behalten haben, wie auf Abb. 2a und 3a, nur in der Richtung des Randrestes, also zentrifugal, fort. Halbiert man einen *Trichoplax*, so wandern die Hälften diametral auseinander. Zentralfragmente ohne Rand bewegen sich nur minimal und ohne bestimmte Kriechrichtung. Für ihre starke Kontraktion dürften die schon lange als kontraktile geduteten Faserzellen verantwortlich sein [14, 2]. Schon die geringen marginalen Reste, die nach peripherster Entrandung am Zentralstück verbleiben, wirken der Kontraktion entgegen. Die plane Ausbreitung des intakten Tieres beruht auf einer Zugspannung zwischen Rand und Zentrum. Diese Spannung ist auch die Ursache für das u. U.

sehr weite Öffnen zentraler Verletzungen. Das Öffnen unterbleibt, wenn vor dem Schnitt in den Zentralbereich der Rand entfernt wurde. Solange der Zentralbereich ein unverletztes Kontinuum ist, beherrscht seine dynamische Aktivität die Streckung oder Stauchung des marginalen Saumes, der nur den Charakter eines elastischen, nicht aktiv kontraktilen Bandes zu haben braucht, in hohem Maße.

Trichoplax haftet mit dem Rande besonders fest am Substrat, was beim Pipettieren leicht zu erkennen ist (Abdichtung des extrazellulären Verdauungsraumes). Hieran sind aber nicht nur marginale Zellen, sondern auch peripher gelegene Zentralzellen beteiligt.

Wie in den Untersuchungen anderer Autoren ist auch hier die hohe Mobilität der Zellen innerhalb der Epithelien aufgefallen. Insbesondere die Formregulationen und das Wandern von Transplantaten, die mit beiden Epithelien Kontakt haben, innerhalb des Zentralbereiches zeigen sie an. Das Fehlen von Basalmembranen und Zellkontakte nur durch Desmosomen [3] dürften die Mobilität begünstigen. Es ist denkbar, daß die konvulsiven Bewegungen der regenerierenden Tiere (Abb. 1) und die Unruhe im Zentralbereich bei der Monsterentwicklung der Mobilisierung dienen.

- [1] K. G. Grell, Z. Morph. Tiere **73**, 297 (1972).
- [2] K. G. Grell u. G. Benwitz, Cytobiol. **4**, 216 (1971).
- [3] K. G. Grell u. G. Benwitz, Zoomorph. **98**, 47 (1981).
- [4] K. G. Grell u. G. Benwitz, Z. Naturforsch. **29c**, 790 (1974).
- [5] K. G. Grell, Naturwiss. Rundschau **24**, 160 (1971).
- [6] K. G. Grell, Med.-hist. Journ. **14**, 275 (1979).
- [7] K. G. Grell u. G. Benwitz, Z. Morph. Tiere **79**, 295 (1974).
- [8] A. Ruthmann, K. G. Grell u. G. Benwitz, Z. Naturforsch. **36**, 564 (1981).
- [9] A. Ruthmann, Cytobiol. **15**, 58 (1977).
- [10] J. Rassat u. A. Ruthmann, Zoomorph. **93**, 59 (1979).
- [11] S. Koller, Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Steinkopff, Dresden u. Leipzig 1943.
- [12] W. Kuhl u. G. Kuhl, Z. Morph. Ökol. Tiere **56**, 417 (1966).
- [13] A. Ruthmann u. U. Terwelp, Differentiation **13**, 185 (1979).
- [14] F. E. Schulze, Physik. Abh. Kgl. Akad. Wiss. Berlin **1891**, 1 (1891).