

Die Kriechbewegung der Wanderfrustel des Süßwasserpolyphen *Craspedacusta sowerbii* LANK

Von GERTRUD KUHL

Aus dem Institut für kinematische Zellforschung Frankfurt a. M.

(Z. Naturforsch. 2b, 158—160 [1947]; eingegangen am 21. März 1947)

Auf Grund von Zeitrafferfilmaufnahmen wird die Kriechbewegung der auf ungeschlechtlichem Wege entstandenen Frustel des tentakellosen Süßwasserpolyphen *Craspedacusta sowerbii* Lank analysiert. Außer oekologischen Daten werden auch die Ergebnisse von Temperatur- und Hindernisversuchen mitgeteilt.

Die eingehende Beschäftigung mit einem seltenen Süßwasserpolyphen (*Craspedacusta sowerbii* Lank) und seiner ungeschlechtlichen Vermehrung gab Gelegenheit zur Analyse einer für unser Zeitmoment nicht sichtbaren Kriechbewegung, die mit Hilfe von Zeitrafferaufnahmen und deren Auswertung (Teilbild-Analyse) erfaßt wurde. *Craspedacusta* kommt als Einzelpolyp und in Kolonien von 2—6 „Individuen“ vor, ist ungefähr 0,5 mm lang (starke Schwankungen!) und hat keine Tentakel. Der Polyp (Abb. 1, links) kann bei guter Ernährung durch seitliche Bildung und

bei schlechter durch terminale (nach Rückbildung der Mundöffnung, des Kopfes usw.) ein kompaktes, wurstähnliches Gebilde abschnüren, das man als *Frustel* bezeichnet (Abb. 1, rechts). Sie besteht aus Ektoderm und solidem Entoderm mit dazwischenliegender Stützlamelle und deutlich polar ausgeprägten Enden: einem in der Bewegungsrichtung vorne gelegenen Teil mit erhöhtem Ektoderm (Kappenende) und einem mit Nesselzellen versehenen Hinterende (Nesselzellenende). Bei subjektiver Beobachtung liegt die Frustel völlig ruhig, jedoch kann man nach einer Stunde eine Verlagerung etwa um die eigene Länge, d. h. durchschnittlich 0,5 mm, feststellen. Über das Zustandekommen der Bewegung war außer Vermutungen bisher nichts bekannt¹.

Das Zeitrafferlaufbild zeigt, daß die scheinbar bewegungslos liegende Frustel vorwärts kriecht und wieder ein Stückchen zurückgleitet. Darauf folgt eine Pause, worauf wiederum ein Vorwärtsschub mit anschließendem Rückwärtsgleiten stattfindet. Dieser Bewegungsrhythmus ist im beschleunigten Laufbild sehr eindrucksvoll und überraschend. Nach der Auswertung stellt sich der Vorgang folgendermaßen dar:

Die Bewegung wird durch ein Hochheben und Vorwärtsstrecken des Kappenendes eingeleitet, verursacht durch Kontraktionen der im Ektoderm und distalen Entoderm gelegenen Epithelmuskelzellen. Die Kontraktionswelle (Abb. 2) beginnt vorne und verläuft allmählich nach hinten. Das Hinterende wirkt dabei zunächst als Widerlager und wird später passiv nachgezogen, während

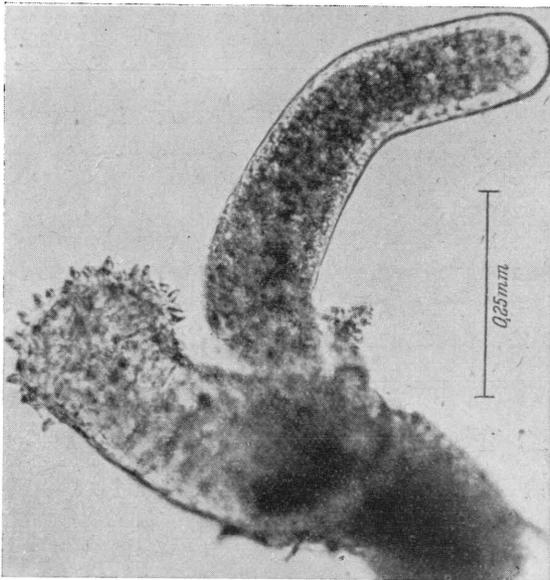


Abb. 1. *Craspedacusta sowerbii* Lank. Links Polyp mit Penetranten am Kopf. Rechts eine in Ablösung befindliche Wanderfrustel. Ektoderm hell vom dunklen Entoderm abgesetzt.

¹ E. D'ejdar, Z. Morphol. Oekol. 28 [1934].

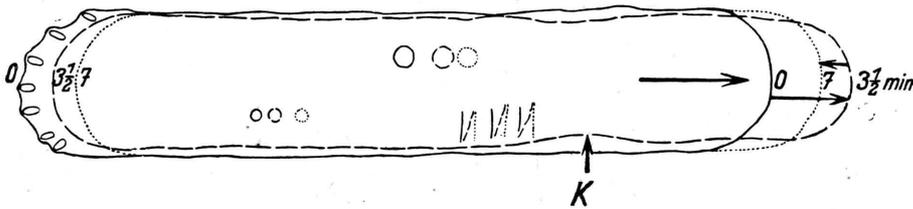


Abb. 2. Schematische Darstellung der Kriechbewegung der Wanderfrustel (durch Teilbildanalyse gewonnen). Ausgangslage: ausgezogene Linie; Vorschub: gestrichelte Linie; Endlage des Schubes: punktiert. In der Mitte unten drei entodermale Zellgrenzen in ihren verschiedenen Lagen angegeben; Schrägstellung (gestrichelt) beim Vorschub. Verlagerung von 2 größeren Einschlüssen eingetragen. Größerer runder Einschuß zeigt Verlagerung nach vorne früher als der untere. Am Hinterende kein Zurücksetzen. K: Kontraktionswelle.

das mediane, verschiebliche Entoderm durch die Zusammenziehungen nach vorne gepreßt wird. Die äußerste Entodermischiebt zeigt in diesem Stadium deutlich schräg gestellte Zellgrenzen im Gegensatz zur Ruhephase (Abb. 2). Inzwischen setzt am Vorderende bereits die Dilatation ein und, da außer dem abgesonderten Schleim, der zugleich als Haft- und Gleitmittel dient, keine Einrichtungen zum Festhalten des Vorschubes vorhanden sind, gleitet das Vorderende und mit ihm das verschiebliche, innere Entoderm mit dem Breiterwerden wieder ein Stück, etwa $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{4}$ des Vorschubes, zurück. Mit der darauffolgenden Pause benötigt das Zurücksetzen etwa $3\frac{1}{2}$ Min., ebenso lange wie der Ablauf der Streckung und Kontraktion. Am Hinterende ist von dem Zurücksetzen nichts zu bemerken, dort erscheint die Bewegung kontinuierlich und hinkt erheblich hinter dem Vorderende nach.

Bei Zimmertemperatur (18°) kann man ungefähr alle 7—8 Min. mit einem Schub rechnen, also erfolgen annähernd 8 Kontraktionen in der Stunde. Temperaturversuche haben gezeigt, daß bei einer Herabsetzung der Temperatur um ungefähr 10° eine Verlangsamung um die Hälfte eintritt, so daß bei 22° alle 4—5 Min., bei 13° alle 10 Min. eine Kontraktionswelle abläuft.

Es handelt sich also um eine primitive, in großen Zeitabständen und sehr langsam ablaufende Kriechbewegung. Die Bewegung wird durch Kontraktionen, die auf einem komplizierten Zusammenwirken der in Ektoderm und im distalen Teile des Entoderm gelagerten Epithelmuskelzellen beruhen, hervorgerufen. Der mediane, verschiebliche Anteil des Entoderm dagegen wird passiv mit nach vorne gepreßt, was eine Erhöhung der Rigidität beim Aufheben des Vorderendes hervorruft, welche beim Zurückgleiten des Vorderendes wieder rückgän-

gig gemacht wird. Im vorderen Drittel des Tieres sind die Kontraktionen am ausgeprägtesten.

Fänden die Kontraktionen nicht alle 8 Min., sondern alle 4 Sek. statt — dies entspräche ungefähr einer 120-fachen Beschleunigung —, so wäre die Bewegung wohl subjektiv gerade eben zu sehen. (Die den Beobachtungen zugrunde liegenden Zeitrafferaufnahmen wurden mit 200—400-facher Beschleunigung hergestellt.)

Die Frustel ist auch imstande, Richtungsänderungen auszuführen, natürlich entsprechend langsam; ja während ihrer 2—4 Tage andauernden Wanderung pflegt sie ohne Bevorzugung irgendeiner Richtung mit gleichförmiger Geschwindigkeit — solange sie auf kein Hindernis stößt — herumzuwandern und legt dabei häufig kreisförmige Bahnen in einer Gesamtlänge von 2—6 cm zurück. Nach der angegebenen Zeit läßt die Geschwindigkeit stark nach, und die Bahn der Frustel geht in eine einseitig stark gekrümmte, enge Kurve über, um schließlich in ungerichteten, geringfügigen Ortsverlagerungen zu enden. Dabei wird die Frustel kürzer und breiter, oft hörnchenförmig, was auf eine einseitige Verstärkung der Kontraktion zurückzuführen ist. Schließlich heftet sich die Frustel endgültig fest, und zwar stets mit dem Kappenende, und richtet sich langsam auf. Das physiologische Vorderende der Frustel wird somit zur Basis des Polypen, während sich das Hinterende zum Kopfe ausbildet. Innerhalb von 2—3 Tagen differenziert sich die Frustel zum Polypen aus durch Breiterwerden der Basis, Ausbildung des Gastrovascularraumes, Bildung der Mundöffnung, Vermehrung der Nesselzellen am Kopfe usw.

So geht die Bewegung von der kontinuierlichen rhythmischen Wanderbewegung über ein Stadium mit verminderter und über eine Phase mit sehr

geringer Geschwindigkeit in die — subjektiv ebenfalls nicht sichtbaren — langsamen Kontraktionsbewegungen, die die Formveränderungen des fertigen Polypen verursachen, über.

Verstärkt und beschleunigt treten diese Zusammenziehungen und Entspannungen als Suchbewegungen des Polypen auf, die einzigen Bewegungen, die subjektiv zwar schwach, aber doch deutlich zu beobachten sind.

Nun ist der Ring geschlossen, wiederum können sich bei guter Ernährung seitliche oder partielle Frusteln abschnüren, was eine echte Vermehrung bedeutet. Bei schlechten Umweltsbedingungen dagegen bilden sich terminale oder totale Frusteln, wobei die Anzahl der Frusteln nicht der Zahl der Polypenköpfe entsprechen muß, sondern nach oben oder nach unten schwanken kann. Die Bildung und Loslösung der Wanderfrustel wird wiederum durch Kontraktionen verursacht, die zuerst unregelmäßig und konvulsivisch — sie sind bei der seitlichen Bildung durch das Periderm behindert und bei der terminalen muß das Material erst herausgezogen und geformt werden —, nach Ausbildung der Frustelform jedoch gleichmäßig im gleichen Rhythmus wie beim Wandern ablaufen. Ist das Nesselzellenende einbezogen, das bei der terminalen Bildung einwandfrei aus dem Kopfe hervorgeht, so bildet sich ein Faden aus, der dünner und dünner wird, bis er — subjektiv sichtbar — reißt. Mit unveränderter Geschwindigkeit zieht dabei die Frustel weiter, ohne daß der Loslösungsvorgang an ihrem Hinterende einen Einfluß auf die Art ihrer Bewegung ausübt. Das Kappenende befindet sich beim Loslösen ebenso wie beim Wandern stets vorne. Der Bildungs- und Loslösungsvorgang variiert in der Zeitdauer stark (6—12 Stdn.). Für den gesamten Prozeß sind etwa 60 Kontraktionen im Abstand von 10 Min. (durchschnittlich) nötig.

Stößt die Frustel auf ein Hindernis oder legt man ihr experimentell eines in den Weg, so überschreitet sie es entweder, wie sie es z. B. bei einem menschlichen Haar tut (Dicke des Haares gleich dem Durchmesser der Frustel), oder, wenn das nicht geht, z. B. bei Eingepreßtsein des Kappenendes in eine kleine Paraffinhöhle, so findet eine Umpolarisierung statt: das Nesselzellenende wird im Laufe mehrerer Tage an das andere Ende verlagert und kommt an die Stelle des Kappenendes zu liegen. In umgekehrter Richtung kann die Frustel jetzt aus der Höhlung zurückwandern. Diese Tatsache spricht dafür, daß die Frustel sich mit dem Nesselzellenende voran überhaupt nicht fortbewegen kann. Außerdem ist damit bewiesen, daß trotz deutlicher Polarität der beiden Frustelenden noch eine gewisse Labilität und Anpassungsfähigkeit an veränderte Umweltsbedingungen vorhanden ist. Die Wanderfrustel ist sogar imstande, sich am Ende ihrer Wanderzeit, wenn die Bewegung schon annähernd zum Stillstand gekommen ist, noch einmal in eine Frustel umzuwandeln, d. h. es bildet sich ein neues Aktivitätszentrum aus, das die Plasmamasse herauszieht; in kurzer Zeit (1—2 Stdn.) kriecht wiederum eine Frustel umher.

Zur Überwindung von Hindernissen ist die Frustel also recht befähigt, was ja — man stelle sich die Unebenheiten einer Quaimauer oder eines Flußbettes vor im Vergleich zur Größe einer Wanderfrustel! — für sie wesentlich wichtiger ist als eine große Geschwindigkeit. Außerdem ist sowohl die Kriechgeschwindigkeit wie die zurückgelegte Wegstrecke im Verhältnis zur Länge des Tieres zu betrachten. 2—6 cm sind für einen Organismus von 0,5 mm Länge eine ziemlich große Entfernung. So primitiv und unökonomisch die Kriechbewegung der Wanderfrustel auch erscheinen mag, so ist sie doch den wesentlichen Bedingungen ihres Lebens und ihres Biotops angepaßt.