

Fig. 4. *Oenothera nanella*; Querschnitt der Wurzel; *Micrococcus* im Phellogen und den umgebenden Geweben ($\times 593$).

Fig. 5. *Oenothera nanella*; Querschnitt der Wurzel; Gruppe von Holzgefäßen des sekundären Gewebes mit *Micrococcus* ($\times 515$).

Über die Geschlechtsbildung und den Gonochorismus von *Hydra fusca*.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von **Wilhelm Koch**.

(Aus dem zoologischen Institut in München.)

Am Münchener zoologischen Institut entstanden in den letzten Jahren mehrere Arbeiten, die uns über die Biologie der Süßwasserpolyphen, vor allem die Knospung, die Geschlechtsbildung und die Depressionserscheinungen, viele Aufklärungen gebracht haben. Die erste Arbeit stammt von Hertwig selbst, der im Winter 1904—1905 *Hydra fusca* auf Knospung und Geschlechtsentwicklung hin untersuchte. Was zunächst die Knospung anlangt, so fand Hertwig, dass die Knospen weder an beliebigen Stellen des Körpers entstehen, noch dass sie auf eine bestimmte Knospungszone beschränkt sind, wie frühere Autoren beobachtet zu haben glaubten, sondern dass ein ganz gesetzmäßiger Rhythmus der Knospung existiert: die erste Knospe entsteht nahe der Grenze von Stiel und Magen am Magenteil des Tieres, jede weitere steht etwas höher und zwar in einem Winkel von einigen Graden über 120 von der vorhergehenden. Wenn man sich also die Fußpunkte der einzelnen Knospen durch eine Linie verbunden denkt, so würde diese Linie spiralförmig um das Elterntier verlaufen.

Diesen Rhythmus, den Hertwig für die Knospenbildung fand, konnte er ferner auch für die Entstehung der Eier feststellen. Hört die Knospung auf und beginnt die Eibildung, so „entsteht das erste Ei an der Stelle, an welcher, sofern die Knospung weiter gegangen wäre, die nächste Knospe sich gebildet haben würde.“ Die Eibildung geht indes nicht in diesem Rhythmus weiter, sondern das zweite Ei liegt zwar wiederum etwas höher als das vorhergehende, aber etwa um einen Winkel von 180° von ihm getrennt. Hertwig hält es auch für verfehlt, daraus etwa auf eine Homologie von Ei und Knospe zu schließen, die Eier als den Knospen homologe Gebilde aufzufassen. Der Entstehungsrhythmus des Eies lässt seiner Meinung nach nur eine physiologische Erklärung zu: Das Ei braucht zu seiner Ausbildung etwa ebensoviel Nahrung wie eine Knospe und entsteht deshalb in bestimmtem Abstand von ihr, ebenso wie eine Knospe von der anderen. Die bedeutend kleineren Hodenbläschen dagegen müssen den Rhythmus nicht unbedingt einhalten, da sie viel weniger Nahrung zu ihrer Ausbildung brauchen als ein Ei.

Die Hodenbildung kann am ganzen Magen der Tiere erfolgen. Sie ist, wie Hertwig feststellte, stets abhängig von der Temperatur und zwar regelmäßig Folge der Temperaturniedrigung. Weder Futter- noch Hungerkulturen blieben in Kälte steril, sondern alle Kältetiere bildeten Hodenbläschen. Hertwig bestreitet also ausdrücklich den Einfluss des Hungers auf die Ausbildung von Geschlechtsprodukten, wie er schon damals von Nussbaum behauptet wurde und auf den ich später noch ausführlich zu sprechen kommen werde.

Endlich geht Hertwig noch auf seine Beobachtungen über die Depression ein und auf den Zusammenhang zwischen Depression und Geschlechtsbildung. Von Calkins war die Bezeichnung „Depression“ für besondere Erscheinungen bei Protozoen eingeführt. Er verstand unter ihr den in Protozoenkulturen periodisch auftretenden völligen Stillstand der Lebensfunktionen: Nahrungsaufnahme, Assimilation und Teilung. Ähnliche Erscheinungen, wie sie von Calkins und Hertwig für Protozoen beschrieben waren, konnte Hertwig nun auch an *Hydra* beobachten und er führte deshalb die Bezeichnung „Depression“ von den Protozoen auf die Metazoen über. Auch bei *Hydra* treten Perioden auf, in denen die Nahrungsaufnahme, Assimilation und Knospung ins Stocken kommen. Vor allem beobachtete Hertwig diese Depressionen an Tieren, die in Kälte gestellt wurden und zur Geschlechtsproduktion übergingen, und kam zu dem Schluss, dass bei *Hydra* wahrscheinlich „partielle Depressionen“ vorkommen, in denen Entoderm und Ektoderm „durch die kombinierte Wirkung lang fortgesetzter Kulturen und dazu hinzutretender Temperaturabnahme“ in Depression versetzt werden, während die interstitiellen Zellen „zu gesteigerter Tätigkeit veranlasst“ werden.

Nach Hertwig untersuchte sein Schüler Krapfenbauer die „Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von *Hydra*“. Auch er bekam regelmäßig in seinen Kulturen in Kälte Hodenbildung, sowohl in Futter- wie in Hungerkulturen. Ja, er hebt sogar als besonderes Resultat hervor, „dass bereits längere Zeit hungernde Tiere weder Sexualorgane noch Knospen hervorbringen, weil ihnen eben das zum Aufbau nötige Material fehlt“. Zu dem Verhältnis von Depression und geschlechtlicher Fortpflanzung äußert er sich, indem er sagt, dass „stets der Bildung von Geschlechtsprodukten eine auffallende Veränderung bei dem Tiere vorausging, ein Stillstand der Nahrungsaufnahme, depressionenähnliche Erscheinungen, welche die ungeschlechtliche Vermehrung herabsetzten“.

Über die Depressionserscheinungen und geschlechtliche Fortpflanzung bei *Hydra* wurden etwa 2 Jahre später von einem anderen Schüler Hertwig's, E. Frischholz, eingehende Unter-

suchungen angestellt. Frischholz arbeitete an *Hydra fusca* und *Hydra grisea* und stellte vor allem fest, dass *fusca* bei ca. 10°, *grisea* bei ca. 20° geschlechtsreif wird, dass die Entstehung von Geschlechtsprodukten also bei beiden Spezies an ganz bestimmte „Temperaturoptima“ geknüpft und von ihnen abhängig sei. Auch in seinen *fusca*-Kulturen trat regelmäßig in Kälte Hodenbildung ein, so dass er, wie schon vor ihm Hertwig und Krapfenbauer, annahm, dass *fusca* getrenntgeschlechtlich sei. Da aber schon in seinen ersten Kulturen die von Hertwig beschriebenen Depressionserscheinungen auftraten, legte er auf die genaue Untersuchung derselben das Hauptgewicht und beobachtete sowohl den Verlauf der Depression am einzelnen Tier wie auch die Existenzbedingungen, die den Eintritt einer Depression verursachen. Die Depression bei *Hydra* äußert sich nun nach Frischholz folgendermaßen: zunächst verweigern die Tiere die Nahrungsaufnahme und die Tentakel verkürzen sich auf etwa die halbe Körperlänge (= schwache Depression). „Schreitet die Depression weiter vorwärts, dann werden die Tentakeln bis auf $\frac{1}{2}$ —1 mm verkürzt und stehen starr stäbchenförmig oder auch verkrümmt vom Körper ab (= mittlere Depression). Weiterhin werden die Tentakeln gänzlich oder zu stumpfen kurzen Höckern reduziert; der Körper ist stark kontrahiert, keulenförmig oder schlauchförmig; die Tiere verlieren die Fähigkeit zum Anheften, sie liegen frei am Boden (= starke Depression). Endlich erscheinen die Hydren nur mehr als kugelige oder ovale Klümpchen, meist schon mit beginnendem Zerfall (= hochgradige Depression).“

Die Depressionserscheinungen treten ganz periodisch auf. Als auslösende Faktoren kommen vor allem anhaltende Fütterung, das plötzliche Umsetzen der Kulturen in Kälte oder Wärme, und die plötzliche Fütterung nach längerer Hungerperiode in Betracht. Schwächere Depressionen können wieder beseitigt werden durch Durchlüftung der Kulturen, also künstliche Sauerstoffzufuhr, dagegen gehen die Tiere, die sich in starker oder hochgradiger Depression befinden, meist zugrunde.

Endlich suchte Frischholz auch nach einem Zusammenhang zwischen Depression und geschlechtlicher Fortpflanzung, wie er von Hertwig und Krapfenbauer angegeben war, konnte aber keine einigermaßen regelmäßigen Beziehungen erkennen.

Ich habe versucht, bis hierher einen kurzen Überblick zu geben über die *Hydra*-Arbeiten, die in den letzten Jahren von Hertwig und seinen Schülern angefertigt wurden, und zwar deshalb, weil kurz nach der Frischholz'schen Arbeit im Jahre 1909 eine andere umfangreiche Untersuchung von Nussbaum erschien, die die bisher besprochenen Arbeiten der Münchener Schule widerlegen sollte. Nussbaum veröffentlichte in seiner Arbeit seine Untersuchungen

der Jahre 1891—1897, über die er früher nur in vorläufigen Mitteilungen, in den Sitzungsberichten der Niederrheinischen Gesellschaft (1892 und 1907) und im Biolog. Centralblatt (1907) kurz berichtete. Er hatte in diesen Jahren fast ausschließlich an *Hydra grisea*, nur zum kleinsten Teile an *fusca* Beobachtungen angestellt, aber stets gefunden, dass sowohl *Hydra grisea* wie *fusca* infolge des Hungers geschlechtsreif würden und dass die Temperatur keinen oder nur geringen Einfluss auf die Entwicklung von Geschlechtsprodukten habe. Im einzelnen auf die Arbeit einzugehen, halte ich nicht für nötig; es genügt, wenn ich sage, dass sie die Beschreibung der von Nussbaum geführten Kulturen enthält, aus denen stets das Resultat hervorging, dass Unterbrechung der Fütterung Entwicklung von Hoden oder Eiern zur Folge hatte.

Die Nussbaum'sche Arbeit war Ursache, dass Herr Geheimrat von Hertwig mich im Oktober des Jahres 1909 beauftragte, noch einmal genau den Einfluss der Fütterung und der Temperatur auf die Entwicklung von Geschlechtsprodukten nachzuprüfen. Ich möchte deshalb hier zusammenfassend meine Resultate angeben und, was Einzelheiten betrifft, auf meine demnächst erscheinende Arbeit verweisen.

Wie ich bereits angab, hatten sowohl Hertwig wie auch Krapfenbauer und Frischholz in ihren Kulturen stets Hodenentwicklung beobachtet, aber nie in der Kälte auch weibliche Kulturen erhalten. Sie konnten deshalb nicht mit Bestimmtheit entscheiden, ob *Hydra fusca* getrenntgeschlechtlich sei, da ja die Möglichkeit bestand, dass vielleicht eine andere Art der Kulturführung die Eibildung veranlassen würde. Es war deshalb auch von vornherein meine Absicht, die Frage nach dem Gonochorismus der *H. fusca* mit zu untersuchen.

Ich verfuhr nun bei meinen Untersuchungen in folgender Weise: von einem Tier wurde durch Knospung eine Massenkultur herangezüchtet und diese geteilt: einen Teil ließ ich in Zimmertemperatur (Zi-T), einen anderen stellte ich in Kälte; ferner wurden stets Futter- und Hungerkulturen parallel gehalten. Indem ich also immer Kontrollkulturen führte, konnte ich den Einfluss der verschiedenen Existenzbedingungen auf die Entwicklung von Geschlechtsprodukten leicht feststellen. Ich will mich darauf beschränken, hier eine meiner Tabellen (s. S. 142) anzugeben, die die Art der Kulturführung erklären möge:

Es wurde also seit 22. August 1910 ein Tier in Zimmertemperatur gefüttert, bis am 26. September über 200 Tiere in der Kultur waren. Von dieser Kultur, die in Zimmertemperatur trotz wiederholt unterbrochener Fütterung stets steril blieb und im November 480 Tiere enthielt, wurden zwei Abzweigungen gemacht, von denen

Tabelle III.

Datum	Kultur Nr. 24	Kultur Nr. 24a	Kultur Nr. 24b
22. Aug. 1910	eine <i>fusca</i> in Zi-T gefüttert		
26. Sept. „	über 200 Tiere		
28. „ „	50 Tiere als Nr. 24a) isol. 50 Tiere als Nr. 24b)	50 Tiere isoliert	50 Tiere isoliert
29. „ „		in Kälte gefüttert	in Kälte ohne Futter
10. Okt. „			Hodenanlagen zu sehen
12. „ „		Hodenanlagen zu sehen	
17. „ „		Hoden an allen Tieren	Hoden an allen Tieren
27. „ „		42 Tiere, darunter 36 ♂	50 Tiere, darunter 46 ♂
11. Nov. „		in Zi-T gestellt	in Zi-T gestellt
25. „ „	480 Tiere gezählt		
5. Dez. „		†	
9. „ „			†
5. Jan. 1911	sehr gut ausgestr. stets steril		

die eine (50 Tiere) mit, die andere (50 Tiere) ohne Futter in Kälte kam. Beide Kältekulturen entwickelten Geschlechtsprodukte und zwar beide Hoden. Die Kälte-Futterkultur hatte, wie aus meinen Notizen hervorgeht, stark gefressen. Die Tiere hatten daher auch viel mehr Hoden entwickelt als die in der Hungerkultur. Infolge der reichen Hodenentwicklung war natürlicherweise die Knospung unterdrückt. — Indem ich in gleicher Weise eine große Zahl von Kulturen führte, kam ich zu folgenden Resultaten:

1. Die Entwicklung von Geschlechtsprodukten erfolgt bei *Hydra fusca* ausschließlich, wie Frischholz ganz richtig behauptete, infolge der Temperaturerniedrigung (bei ca. 10°), dagegen nie in Zimmertemperatur (ca. 16°). Während der 5/4 Jahre, die ich *Hydra fusca* kultivierte, bekam ich in der Zimmertemperatur nicht eine einzige geschlechtsreife *Hydra* zu Gesicht.

2. Der Hunger hat auf den Eintritt der Geschlechtsperiode keinen Einfluss. Alle Zimmer-Futter- oder Hungerkulturen blieben stets steril, alle Kälte-Futter- oder Hungerkulturen wurden geschlechtsreif.

Dieses Resultat steht also im Widerspruch zu denen M. Nussbaum's. Ich möchte deshalb schon hier eine Erklärung dieses Widerspruchs geben, werde aber in meiner Arbeit noch viel ausführlicher darauf zu sprechen kommen. Nussbaum arbeitete, wie ich schon früher bemerkte, fast ausschließlich an *Hydra grisea*, an *fusca* nur wenig. Seine Kulturen standen in dem „regelmäßig“ auf 15° temperierten Arbeitszimmer. Dass die Temperatur nicht ständig auf 15° blieb, ist an sich schon selbstverständlich, scheint mir vor allem aber daraus hervorzugehen, dass nie zugleich eine Geschlechtsperiode bei *grisea* mit einer solchen bei *fusca* zusammenfiel (vgl. Aquarium M mit N und O). Schwankte die Temperatur nach +, so wurde eben *grisea*, schwankte sie nach —, *fusca* geschlechtsreif. Nussbaum hätte also unbedingt die Temperaturveränderungen genau beachten müssen. Ferner hat Nussbaum den Fehler gemacht, dass er nie direkte Kontrollkulturen führte, sondern fast nur Einzelkulturen in ihrem Verlauf beobachtete; er hat nie in der Weise kultiviert, dass er etwa eine Kultur fütterte und eine Parallelkultur hungern ließ, um so das Resultat aus der Kultur abzulesen, sondern meist verfolgte er ein und dasselbe Aquarium in seinem Verlauf und stellte regelmäßig beim Auftreten einer Geschlechtsperiode fest, dass eine Unterbrechung der Fütterung vorausgegangen war. Vielleicht ist Nussbaum bei Veröffentlichung seiner Tagebuchnotizen der Verlauf der Kulturen nicht mehr so genau in der Erinnerung gewesen, da zwischen seinen Experimenten und deren Veröffentlichung ein Zeitraum von 15 Jahren lag.

Das Maß der Fütterung ist nur von Einfluss auf die Intensität der Hoden- oder Eibildung, indem die bestgenährten, also kräftigsten Tiere sehr viele, schwach genährte Tiere nur sehr wenige Eier oder Hodenbläschen hervorbringen.

3. *Hydra fusca* ist stets getrenntgeschlechtlich. In allen meinen Kulturen waren immer entweder nur ♂ oder nur ♀. Männliche Tiere über die Geschlechtsperiode hinweg und zu einer zweiten Geschlechtsperiode gebracht blieben stets männlich. So entwickelte ein Tier neunmal Hoden. Wie mir scheint, kommen auch bei *Hydra grisea* getrenntgeschlechtliche Tiere neben hermaphroditen vor. Ich werde hierauf in meiner späteren Arbeit näher zu sprechen kommen.

4. Endlich möchte ich meine Beobachtungen über das Verhältnis von Depression zu geschlechtlicher Fortpflanzung erwähnen. Krapfenbauer bemerkt, dass jedesmal der Hodenbildung ein an Depression erinnernder Zustand vorausging. Frischholz dagegen konnte keinen direkten Zusammenhang zwischen Depression und Geschlechtsbildung finden. Wie ich nun aus dem Verlauf meiner sämtlichen Kältekulturen ersehen konnte, besteht in der Tat ein solcher Zusammenhang nicht. Alle Tiere, die sich

auch nur vorübergehend in dem Depressionszustand befanden, blieben steril, die Ausbildung von Geschlechtsprodukten begann stets erst, wenn die Tiere wieder völlig normal waren, oder sie setzte in Kälte gleich ein, wenn die Tiere durch den Temperaturwechsel nicht in ihren Lebensfunktionen geschädigt waren. Hieraus folgt, dass also nur die kräftigsten, gesündesten Tiere zur Geschlechtsproduktion übergehen, nie die schwächlichen, die Depressionstiere. Da es nun nicht selten vorkommt, dass einmal eine scheinbar völlig normale Kultur in Kälte lange Zeit steril bleibt, oder da fast regelmäßig, wie auch frühere Autoren beobachteten, eine Kältekultur nicht 100%, sondern stets nur einen gewissen Teil geschlechtsreifer Tiere enthält, während ein anderer Teil steril bleibt, so glaube ich, dass die Depression nicht wie Frischholz angibt, mit Tentakelverkürzung beginnt, sondern in ihren ersten Stadien makroskopisch nicht erkennbar ist. Ich habe oft Tiere gesehen, die sehr lange Tentakeln hatten, also scheinbar ganz normal waren, aber nicht geschlechtsreif wurden. Die Tiere nahmen sogar Nahrung zu sich, die sie aber nicht verdauten; denn ich konnte nur selten sehen, dass sie Knospen trieben, obwohl sie wiederholt reichliches Futter zu sich nahmen. Es kommen also bei *Hydra* sicherlich noch latente Depressionszustände vor, die uns die teilweise oder völlige Sterilität mancher Kulturen erklären. In meiner später erscheinenden Arbeit werde ich ferner auseinandersetzen, warum ich auch die oft beobachteten Missbildungen, Verwachsungen, Koloniebildung, Doppelköpfigkeit, Doppelfüßigkeit und Tentakelspaltung, denen ich in meinen Kulturen öfters begegnete, als Depressionserscheinungen auffasse.

Literatur.

1906. Hertwig, R. Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von *Hydra fusca*. Biolog. Centralbl. Bd. XXVI.
 1908. Krapfenbauer. Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von *Hydra*. Inaug.-Dissertation. München.
 1909. Frischholz, E. Zur Biologie von *Hydra*. Biolog. Centralbl. Bd. XXIX.
 1909. Nussbaum, M. Über Geschlechtsbildung bei Polypen. Arch. f. die ges. Physiologie Bd. 130.

Über die Entwicklung des Facettenauges der Crustaceen.

Von Dr. Theodor Moroff.

Hierzu 3 Figuren im Text.

(Mitteilung aus dem Bakteriologischen Institut Sofia.)

Ähnlich wie bei den übrigen Tierklassen besteht die Entwicklung der Decapoden, speziell von *Palaeomon*, in ihren ersten Stadien in einer lebhaften Zellvermehrung. Hier ist jedoch die interessante

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [31](#)

Autor(en)/Author(s): Koch Wilhelm

Artikel/Article: [Über die Geschlechtsbildung und den Gonochorismus von Hydra fusca. 138-144](#)