Neue Beobachtungen und Versuche an Hydra.

III. Teil.

Von Dr. Wilhelm Goetsch, Würzburg.

Meinen Beobachtungen und Versuchen, die ich an Hoden und Ovarien von *Hydra* machte, möche ich hier als dritten Teil die Untersuchungen über

ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration

anschließen. Ich hatte im Laufe der früheren Arbeiten wiederholt Gelegenheit darauf hinzuweisen, wie die Knospen sich gleichzeitiger Regeneration gegenüber verhielten, insbesondere wie die zu ihrer Bildung vorhandenen Tendenzen und Potenzen im allgemeinen stärker sind als die der Regeneration. Die zusammenhängende Beschreibung hier soll diese eingestreuten Bemerkungen noch einmal kurz zusammenfassen, stützen und durch neue Versuchsanordnungen erweitern.

Über die ersten Vorgänge, die zur

Bildung der Knospen

führen, habe ich ausführlichere eigene Versuche nicht gemacht, da mir durch die neueren Arbeiten von Hadzi und Tannreuther die Verhältnisse genügend geklärt scheinen. Ich möchte diese Resultate hier im Auszug wiedergeben und die auf Grund meiner Untersuchungen

gewonnenen eigenen Ansichten anfügen.

Während im allgemeinen angegeben wird, daß bei Hydra die Knospen als einfache Ausstülpung der beiden Körperhälften entstünden, verläuft nach Hadzi die Knospung nicht so einfach. Sie wird vielmehr eingeleitet durch "lokale Aktivierung" der interstitiellen Zellen, d. h. diese Elemente, die auch die Geschlechtsprodukte liefern, beginnen sich zu vermehren und zu vergrößern, eine Beobachtung, die auch Tannreuther durch seine Versuche bestätigt. Auf diese Weise entsteht dann eine kleine Vorwölbung der Körperwand, aus neuem, undifferenzierten Material, das, wie ich hinzufügen möchte, schon auf ziemlich frühen Stadien auch bei lebenden Tieren als dunkler Fleck sichtbar ist, da die jungen Zellen viel dichter stehen als die normalen Ektodermelemente. Jeder Schnitt durch eine Knospe bestätigt dies. Eine solche Art von "Vegetationspunkt oder Vegetationszone" der künftigen Knospe muß auch schon vorhanden sein, ehe irgendwelche äußere Anzeichen sichtbar sind, da nach meinen Beobachtungen aus einem herausgeschnittenen Mittelstück ein oder zwei Knospen neu entstehen können, wenn es der Knospungszone entnommen ist.

Nachdem so durch das Wachstum der interstitiellen Zellen der Anstoß zur Entwicklung gegeben ist, geht die Weiterentwicklung der Knospe in der Weise vor sich, daß auch im Entoderm solch indifferente Zellen häufig werden; und zwar sind sie nach Hadzi nicht dort im inneren Keimblatt selbst durch Teilung entstanden, sondern durch Einwandern aus dem Ektoderm dorthin gelangt, wobei die Stützlamelle durchbrochen werden muß. Das Knospenentoderm entsteht demnach durch gänzliche Neubildung und nimmt keine alten, bereits irgendwie differenzierten mütterlichen Zellen auf. Und da nach Hadzi auch im Ektoderm die indifferenten Zellen durch Neubildung in so großer Zahl entstehen, daß die alten Gewebeteile fast völlig verdrängt werden, ist vielleicht die ganze Knospenanlage aus gänzlich neuem, indifferenzierten Material entstanden.

Durch stetiges Wachstum der neugebildeten, in embryonalen Zustand befindlichen indifferenten Zellen nimmt nun die zuerst als kleine Erhebung kenntliche Knospenanlage an Größe zu. Die zunächst halbkugelige Vorbuchtung streckt sich dann nach und nach in die Länge und nimmt eine zylindrische Gestalt an. Nachdem eine gewisse Größe erreicht ist, beginnen die Tentakel hervorzuwachsen, wodurch dann die Knospe im wesentlichen die Gestalt des Muttertiers erlangt hat. Sie sitzt noch eine Zeitlang mit der ganzen Breite des Zylindermantels an dem Muttertier auf und wird von ihm noch ernährt, bis sie eine gewisse Selbständigkeit erlangt hat, d. h solange, bis die indifferenten jugendlichen Zellelemente sich soweit differenziert haben, daß sie ihre normale Funktion ausüben können. Ist dies geschehen und haben als letzte Differenzierung die am unteren Ende befindlichen Ektodermzellen sich in drüsige Zellen verwandelt, wodurch das junge Tier einen Fuß zur Anheftung erhalten hat, dann löst sich normalerweise die Knospe vom Muttertier ab.

Das Hauptwachstum der Knospen geschieht nach Tannreuther durch seitliche Zellen, besonders durch diejenigen, welche an der Verwachsungsstelle des Mutter- und Tochtertiers liegen, während die Spitze inaktiv ist. Dies halte ich nicht für richtig; denn wenn man das vordere Teil einer wachsenden Knospe abschneidet, so wächst es weiter und kann sich nach und nach zu einer vollständigen Hydra entwickeln; die Tentakelbildung insbesondere wird durch das Abschneiden nicht gehemmt, so daß sicherlich auch die Spitze Wachstumspotenzen besitzen muß. Wir werden später noch darauf zurückzukommen haben und dann sehen, daß es sich wirklich um eine

Weiterbildung handelt und nicht um eine Regeneration.

Der Entstehungsort der Knospen am Muttertier kann bei Hydra sehr verschieden sein; bei Hydra fusca entstehen die ersten Knospen stets an der Stelle, wo der Magenabschnitt in den Stiel übergeht. Jede folgende Knospe entsteht an einer etwas höher liegenden Stelle als die vorhergehende, und zwar in einem Abstand von etwas mehr als 120°, wie Hertwig angibt. Die Verbindungslinie sämtlicher Knospen, die nach und nach an einer Hydra fusca entstehen, bildet dann eine Spirallinie, die bei Tieren mit gutem Ernährungsstand eng ist, während sie sich bei schlecht ernährten weiter auseinanderzieht. Hydra viridis folgt in der Knospenentwicklung ungefähr fusca; genauere Beobach-

tungen habe ich noch nicht darüber gemacht und auch keine Angaben darüber gefunden. H. grisea soll gleichzeitig immer zwei Knospen besitzen, die sich gegenüberstehen, das folgende Paar bildet sich dann in einer etwas höheren Ebene, zu dem vorhergehenden Paar gekreuzt. Bei allen Formen läßt sich also eine Gesetzmäßigkeit in der Knospenentwicklung finden und dadurch immer voraussagen, wo ungefähr die nächste Knospe entstehen wird.

Bei der Regeneration von Teilstücken mit gleichzeitig vor sich gehender Knospenentwicklung haben bei Hydra die Knospen stets den Vorrang vor der Regeneration. Eine intakte Knospe oder Knospenanlage wächst stets weiter, gleichgültig auf welchem Entwicklungsstadium sie sich befindet. Bei einer größeren Knospe, die bereits vor oder nahe vor der Ablösung steht, ist dies ja nicht weiter zu verwundern; sie hat dann ihre Entwicklung beinahe vollendet, und die Bildung der Fußscheibe, die noch fehlt, kann durch die Umbildung der untersten Elemente in Drüsenzellen vor sich gehen, ohne daß eine Materialzufuhr von seiten des Muttertiers nötig ist. Sie kann sich dann nach einiger Zeit ablösen, worauf das Muttertier regeneriert. Aber auch kleinere Knospen, z. B. solche, die erstganz kleine oder noch gar keine Tentakel besitzen, werden in ihrer Entwicklung nicht gehemmt. Die Tentakel beginnen vielmehr nach einigen Tagen hervorzuwachsen, das Tier wird größer und entwickelt sich weiter wie eine normale Knospe. Ja sogar wenn äußerlich noch nicht die geringste Spur einer Knospenentwicklung sichtbar ist, entstehen, sofern es sich um Teile der Knospungszone handelt, neue Knospen. Es werden also keine Teile eingeschmolzen und zur Regeneration des Muttertiers verbraucht, wie wir dies bei der geschlechtlichen Fort-

Die kleinen und kleinsten Knospen können nun sich ohne weiteres zu vollwertigen Tieren entwickeln, da sie entsprechend ihrer geringen Größe noch nicht genügend mit Material versorgt sind. Sie bedürfen also noch der Zufuhr, und hemmen dadurch die Regeneration der Muttertiere.

Am typischsten konnte ich diese Entwicklung der Knospen auf Kosten der mütterlichen Teilstücke beobachten an knospenden Exemplaren von Hydra fusca, denen der Kopfteil abgeschnitten war. Diese Versuchsanordnung ist deshalb am günstigsten, weil die Neuherstellung des Mundfelds mit den Tentakeln die Regenerationskraft in höherem Maße beansprucht als die Neubildung nur der unteren Teile, deren Fehlen die Selbständigkeit des Tiers nur in minimaler Weise schädigt. So kommt es auch, daß es für den Endeffekt des Versuchs gleichgültig ist, ob nur der Kopfteil entfernt ist oder Kopf und Fuß, d. h. ob wir es mit einer unteren Hälfte zu tun haben oder mit einem Mittelstück aus der Knospungszone. In beiden Fällen ist das Resultat das gleiche: die Knospe entwickelt sich zu einer vollständigen Hydra und kann nach und nach den Rest des Muttertiers völlig in sich aufnehmen.

Im einzelnen geht diese Entwicklung so vor sich, daß nach Entfernung eines Kopfabschnitts untere Teile mit Knospenanlagen zunächst die Wunde schließen; dies ist nach ganz kurzer Zeit geschehen. Die Knospe wird durch eine solche Operation nicht beeinflußt; sie wächst weiter wie eine normale Anlage. Das Teilstück dagegen, das ohne Knospe nach kurzer Zeit anfangen würde, neue Tentakel hervorsprießen zu lassen, beginnt an seinem oberen Ende nach einer kleinen Streckung in die Länge, die indes nur kurze Zeit anhält, sich immer mehr zu verkürzen. Dadurch gewinnt es den Anschein, als ob die Knospe immer höher hinaufrückte. Es kann dies so stark geschehen, daß ein Aufrücken und Hintreten an die Stelle des abgeschnittenen Kopfes vorgetäuscht werden kann. Hat die Knospe funktionsfähige Tentakel ausgebildet, so beginnt nach wenigen Tagen an ihrem Basalteil eine Fußscheibe zu entstehen, die nach einiger Zeit auch gebrauchsfähig wird. Die Knospe ist somit zu einem fertigen Tier geworden, mit Kopfteil, Tentakel und Fuß; dies neue Tier ist aber immer noch mit dem Reststück der Mutter verbunden, das mit dem Größerwerden der Knospe immer mehr an Ausdehnung abgenommen hat.

Als Beispiel für diese Vorgänge ist in Fig. 1 a-e ein Versuch (25 y) skizziert. In a sehen wir eine *Hydra viridis* mit junger, ten-

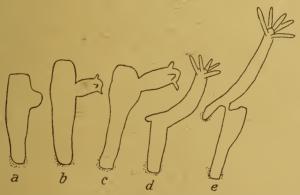


Fig. 1. Wachstum der Knospe einer geköpften Hydra und fortschreitende Aufsaugung des Stumpfs. a unmittelbar nach der Operation, e 7 Tage später.

takelloser Knospe, deren Kopfteil am 23. X. 19 entfernt worden war. Am 24. X. 19 hatte die Knospe Tentakel angelegt (b), während der Stumpf oberhalb der Knospenanlage sich ein wenig verkürzt hatte. Diese Verkürzung war am 25. X. weiter vorgeschritten (c) und ging auch in den folgenden Tagen weiter, bis am 28. X. der Teil oberhalb der Knospe ganz geschwunden war (d). Es begann nun die Ausbildung der Fußscheibe, die bei Fig. 1d links schon als kleine Erhebung sichtbar ist und am 30. X. die Ausbildung erreicht hatte, wie sie Fig. 1e zeigt. Sie war auf diesem Stadium auch bereits funktionsfähig, so daß das Tier sich mit ihr anheften konnte. Der untere Restteil der Mutter, der mit der Knospe durch einen dünnen Verbindungsstreifen zusammenhing, hatte ebenfalls noch die Anheftungsmöglichkeit, so daß ähnliche Bilder entstehen konnten wie Fig. 2a.

Bis zu diesem Stadium konnte ich sowohl bei Hydra fusca wie bei H. viridis ein gleiches Verhalten beobachten; von da an gab es jedoch einige Modifikationen, und es ließ sich durch verschiedene Bedingungen die Weiterentwicklung variieren. Wurde den Hydren Futter gereicht, so lösten sich in jedem Fall die Knospen bald ab. Ließ man sie dagegen hungern, so konnte die Rückbildung der Stumpfreste weitergehen. Bei H. fusca, meinem Straßburger Material, geschah dies regelmäßig; die Reste des Muttertiers wurden immer kleiner, und nach einiger Zeit büßten die Füße ihre Funktionsfähigkeit ein. Dann wurden die Reste immer mehr zurückgebildet und verschwanden schließlich vollständig.

Bei Hydra viridis, mit denen ich 1919 in Würzburg arbeitete, ließ sich ähnliches beobachten, jedoch nicht immer. Es konnte vielmehr vorkommen, daß in dem Stadium, wie es Fig. 1c zeigt, auch an den Fußteilen der Muttertiere regenerative Prozesse auftraten. Fig. 2a—b zeigt derartige Vorgänge. Sie stellt ein Tier (25 x) dar, das ebenso wie das der Fig. 1 behandelt wurde, und dessen Entwicklung auch in gleicher Weise verlief. Eine kleine Abweichung

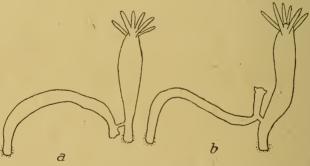


Fig 2. Regeneration eines unteren Teilstücks nach vollständiger Ausbildung der Knospe.

war nur insofern zu beobachten, als die Knospe von Anfang an sich an ihrem Basalteil etwas mehr eingeschnürt hatte. Außer dieser kleinen Differenz zeigte sich bis zu dem Stadium, das der Fig. 1e entsprach, kein wesentlicher Unterschied. Von da an begann jedoch der Stumpf, der sich ebenso wie die Knospe mit dem Fußteil angeheftet hatte, so daß solch verbogene Gestalten wie die der Fig. 2 zustande kamen, seinerseits mit der Regeneration. In 2 a sehen wir in dem nach unten umgebogenen Stückchen, das eigentlich oberhalb der Knospe sich befinden sollte, bereits Anfänge der Tentakelbildung, die in Fig. 2 b Fortschritte gemacht hat. Gleichzeitig begann das neuentstehende Tier den bis dahin nach unten stehenden Kopfteil aufzurichten und damit seine Selbständigkeit zu dokumentieren, während es bis dahin nur als Anhängsel des Knospentiers fungierte.

Der Zusammenhang solcher zwei Tiere braucht sich indes auch dann nicht zu lösen, im Gegenteil ist ein weiteres Verbundensein die Regel, wenn nicht gefüttert wird. Es beginnt vielmehr nun eine Art Konkurrenzkampf zwischen beiden Hydren, da jedes Tier das andere als Nahrungsquelle aufzubrauchen sucht. Auf diese Verhältnisse werde ich später noch zurückzukommen haben.

Den Grund, warum bei *H. fusca* der Stumpf aufgebraucht wird, bei *H. riridis* dagegen sich unter Umständen zu einem neuen Tier regenerieren kann, müssen wir im Artcharakter suchen. *H. fusca* hat an seinem unteren, dem Stielteil, nur ein geringes Neubildungsvermögen. Ich habe früher bereits einmal erwähnt, daß Füße vom braunen Süßwasserpolypen nicht regenerieren; *H. viridis* dagegen bildet auch aus unteren Abschnitten neue Hydren, wie ich jetzt feststellen konnte. Auf dieser größeren Regenerationsfähigkeit beruht dann auch, daß bei *H. viridis* die Stümpfe nicht so leicht wie bei *H. fusca* aufgesogen werden, sondern sich zu neuen Tieren umbilden. Eine teilweise Unterdrückung der Regeneration findet jedoch auch hier durch die wachsende Knospe statt; erst nachdem die Knospe völlig fertig ist, bildet sich der Stumpf zu einem neuen Tiere um.

Mittelstücke mit Knospen, die aus Hydren herausgeschnitten werden, verhalten sich ähnlich wie die unteren Teile; d. h. die Knospen an ihnen wachsen weiter und können die ganzen Reste der Muttertiere in sich aufnehmen. Sind zwei Knospenanlagen an einem herausgeschnittenen Mittelstück vorhanden, die sich gegenüberstehen, so können durch die Aufsaugung Bilder entstehen, die eine zweipolige Hydra, mit Köpfen an jedem Ende, vortäuschen. Es kommt dies dadurch zustande, daß die Knospen, deren Entwicklungsrichtungen zur Achse des Muttertiers senkrecht stehen, mit ihrem Basalteil nach Aufsaugung der mütterlichen Reste aneinanderstoßen; dies Bild, das in einer früheren Mitteilung bereits gezeichnet wurde, wird indes bald dadurch verändert, daß beide Tiere. Fußstücke auszubilden beginnen, worauf dann eine Trennung in Einzeltiere eintritt.

Nach einer Amputation der Fußteile bei gleichzeitiger Knospenentwicklung kommt es nicht zu einer Einschmelzung in dem Maße wie bei den anderen Partien. Der Kopfteil mit dem Tentakelkranz ist ja eigentlich das Hauptorgan einer Hydra, während der Fuß nur eine geringere Bedeutung besitzt. Eine knospende Hydra, welcher der untere Teil genommen wird, behält daher ihre Selbständigkeit und büßt nur einige weitere Teile der unteren Partie ein, die als Nahrung von der Knospe aufgesogen werden. Dabei rückt auch hier die Knospe meist bis zur Schnittstelle vor und kann sich auf diese legen, so daß ebenfalls eine falsche zweipolige Hydra vorliegen kann. Doch ist hier wie in dem oben erwähnten Fall, in dem die Knospe bei einem unteren Teilstück die Spitze einnimmt, diese Lage nur vorübergehend und nur durch Bewegungsvorgänge zu erklären, da die Achse der Knospen zu denen der Mutter stets senkrecht steht.

Hat die Knospe eine gewisse Größe erlangt, so bildet auch das Muttertier einen neuen Fuß aus. Und zwar geschieht dies in der

Weise, daß zunächst nur die der Knospe entgegengesetzten Teile sich strecken und dann dort die der Anheftung dienenden Drüsenzellen entstehen lassen. Wir haben demnach auch hier die Erscheinung, daß Neubildungsprozesse stets an Orten stattfinden, die möglichst abseits liegen von Entwicklungsvorgängen anderer Art. Auch hier also ein Kampf um das Material mit gewissen Hemmungsbildungen, die sich sogar auf die entstehenden Knospen ausdehnen können, ohne jedoch ihre Ausbildung wesentlich zu verhindern. Bei einem Versuch (19 a) vom 13. VIII. 1919 wurde z. B. einer Hydra fusca der Fußteil unmittelbar unter einer ganz jungen Knospenanlage abgeschnitten: am 14. VIII. ließ die Knospe kleine Tenkakelspitzchen erkennen, was auch normalerweise zu erwarten stand. Ganz außergewöhnlich war indessen, daß sie sich beinahe ganz abgeschnürt hatte, ein Vorgang, der sonst erst nach vollständiger Tentakelausbildung einzutreten pflegt. Die Abschnürung und Ausbildung des Fußteils auf so frühem Stadium ist wohl darauf zurückzuführen, daß infolge der unmittelbar unter ihr erfolgten Durchschnürung die Knospe ihres Ernährungsbezirks zum Teil beraubt wurde, deshalb nicht mehr größer werden konnte und ihre Entwicklung abschloß. Sie blieb aber stets in solchen Fällen trotzdem im Zusammenhang mit dem Muttertier und hemmte dadurch wieder die Bildung von dessen Fußteil, eine Bildung, die am 15. VIII. begann, aber nur an den der Knospe entgegengesetzt liegenden Stellen auftrat. Dort begann ein schmaler Zapfen herabzuwachsen, mit dessen Ende das Tier am 17. VIII. angeheftet war: Ein Beweis dafür, daß wir es in diesem schmalen, nur einen geringen Teil des Hydra-Querschnitts bedeckenden Zapfen mit einem wirklich funktionierenden Fuß zu tun haben, der nur deshalb so schmal ausgefallen war, weil er sich mit der Knospe in das vorhandene Material teilen mußte. Dieser Kampf um die Nahrung hielt auch in diesem Falle die beiden Tiere noch lange Zeit zusammen; es geschieht dies stets und verhindert bei Nichtfütterung die Ablösung, auch wenn beide Tiere zu völliger Selbständigkeit herangewachsen sind. Wir werden uns später noch damit etwas näher zu beschäftigen haben.

Allen bisher beschriebenen Vorgängen ist das eine gemeinsam, daß bei gleichzeitig vor sich gehender Knospenbildung und Regeneration der Muttertiere stets die Entwicklung der Knospe vorangeht; die einmal angeregte und in Gang befindliche Entwicklungsrichtung wird weitergeführt, und die Regeneration der verloren gegangenen Teile kommt erst in zweiter Linie.

Etwas ähnliches läßt sich auch bei der Regeneration der Knospen feststellen, der wir uns nun zuwenden wollen.

Eine fertige oder beinahe fertige Knospe, d. h. eine solche, die kurz vor der Ablösung steht oder wenigstens ausgebildete Tentakel besitzt, verhält sich wie eine gewöhnliche Hydra. Abgeschnittene Teile von ihr regenerieren aus sich heraus das Fehlende, der Kopf den Fuß und umgekehrt. Eine Regenération solcher größeren Knospen

bietet also nichts außergewöhnliches, und irgendeine Beeinflussung der Muttertiere ist nicht zu bemerken. Eine junge Knospe, die noch keine Tentakel besitzt, verhält sich dagegen wesentlich anders.

Schneidet man z. B. bei einer jungen tentakellosen Knospen-anlage das äußerste Spitzchen ab und beobachtet es weiter, so findet man an il:m nicht die typischen Bilder, die man sonst zu sehen gewohnt ist. Es wird keine Kugel- oder Eiform gebildet, die sich nach einiger Zeit in die Länge streckt und nach mehreren Tagen an ihrem distalen Teil Tentakelspitzehen entstehen läßt, und zwar in ganz geringer Zahl bei einem so kleinen Stückchen. Es entstehen vielmehr hier sofort, am Tage der Operation selbst oder innerhalb der nächsten 24 Stunden, an diesem Spitzchen eine Anzahl Tentakel. und zwar Tentakel, die an Größe und Zahl vollkommen denen einer normal sich entwickelnden Hydra entsprechen. Figur 3a zeigt eine solche abgeschnittene Knospenspitze von Hydra viridis, an der am Tage nach dem Abschneiden sechs Tentakel aufgetreten sind; bei der darunterliegenden, von unten gesehenen der Fig. 3b sogar neun, eine Zahl, die ich oftmals bei solchen abgeschnittenen äußersten Teilstückehen auftreten sah. Es sind dies Zahlen, die auch bei unverletzten Knospen aufzutreten pflegen und bei Erwachsenen den Normalzahlen entsprechen.

Die Fig. 3b zeigt außerdem noch, daß wir es hier mit durchaus anderem Ansehen zu tun haben als es die Regeneration zeigt. Wir sehen bei dem Tier, das von unten abgebildet ist, in der Mitte ein rundes Loch: es ist dies die Operationswunde, die sich nicht geschlossen hat und einen Einblick ins Innere gestattet, was bei regenerierenden Teilstücken sonst niemals der Fall ist. Dort ist der Verschluß der Wunde das Primäre, und erst nach einiger Zeit, wenn in dem Stück Umlagerungen stattgefunden haben, kommt es zur Tentakelbildung.

Bei den ersten Bildungsprozessen der abgeschnittenen Knospenspitzehen haben wir es demnach zunächst nicht mit normaler Regeneration zu tun, sondern es geht vielmehr die Entwicklung der Knospe weiter. Erst nachdem diese einmal eingeschlagene Entwicklungsrichtung, die nicht verlassen wird, zu einem gewissen Abschluß gebracht worden ist, treten regulatorische Vorgänge hervor. Das Teilstück, das sich gewissermaßen zu einem abgeschnittenen Kopf entwickelt hat, beginnt sich in die Länge zu strecken. Nach Verschluß der Wunde wandeln sich die basalen Elemente zu den Drüsenzellen des Fußes um. und am 3. oder 4. Tag nach dem Abschneiden ist eine kleine Hudra mit regelmäßigen Proportionen entstanden. Die für das kleine Tier viel zu große Tentakelzahl hat sich verringert, und auch die Dimensionen der Fangarme sind kleiner geworden. Aus einem Gebilde in der Form und Größe der Abb. 3a und b ist eine kleine Hydra geworden, wie sie in Fig. 3f und g abgebildet ist, so daß wir hier nach Abschluß der Genese eine Morphallaxis typischster Art vor uns haben.

Auch bei den abgeschnittenen Knospenstümpfen, d. h. den nach 40. Band

Entfernung der Spitzen am Muttertier verbleibenden Resten einer Knospenanlage, sind ähnliche morphallaktische Vorgänge zu finden, die erst nach Abschluß der Wachstumsentwicklung des Teilstücks eintreten.

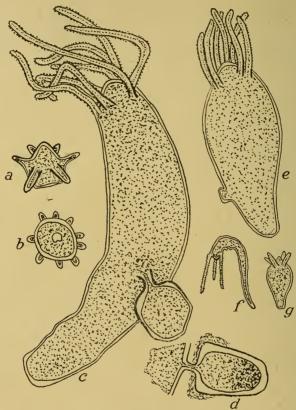


Fig. 3. a junge amputierte Knospenspitze, die am Tage nach der Operation Tentakel gebildet hat. b das gleiche von unten gesehen; in der Mitte die noch nicht geschlossene Wunde. c Hydra mit Knospe, die einige Tage vorher geköpft wurde. Der Knospenrest hat einen Fuß gebildet, der sich in d noch vergrößert hat; an der Basis Drüsensekret zur Anheftung. e Hydra mit Knospenrest, der nicht regenerierte. f, g kleine Hydren, durch Morphallaxis aus Knospenspitzen wie a entstanden. Alle Figuren im gleichen Verhältnis mit Zeichenapparat gezeichnet.

Die Fig. 3c zeigt einen solchen am Muttertier sitzenden Stumpf einer jungen, tentakellosen Knospe, der am 23. X. die Spitzenteile abgetrennt waren, 7 Tage nach der Ausführung dieser Operation. In dieser langen Zeit, in der das Teilstückchen einer erwachsenen Hydra sich zu einem vollständigen Tier mit Tentakeln ausgebildet haben würde, sind nur Veränderungen geringer Art vor sich gegangen. Das, was zuerst in die Augen fällt, ist die Abschnürung am unteren Ende, wodurch bei ungestörten Knospen die Abtrennung vom Muttertier eingeleitet wird. Es hat sich also ein Fuß gebildet, während am

oberen Teil keine sichtbare Veränderung stattfand, vor allem keine Tentakel entstanden sind. Daß wir es mit einem wirklichen Fuß zu tun haben, zeigt die Sekretbildung der Drüsenzellen. Der schleimige Überzug, den wir überall an Hydra-Füßen finden, war hier außerordentlich stark entwickelt, besonders wohl deshalb, weil er durch die Anheftung, die hier nicht nötig und auch nicht möglich war, nicht verbraucht worden ist.

Dieser Schleimüberzug fehlt in Fig. 3c, da das Bild nach einem Präparat hergestellt ist; er ist angedeutet in der Fig. 3d, die ein etwas weiteres Stadium darstellt. Der Fortschritt dieser Abbildung vor der Fig. 3c ist darin zu suchen, daß hier jetzt regulatorische Vorgänge eingetreten sind; der Stumpf hat sich gestreckt, und das Vorderende zeichnet sich durch stärkere Färbung aus, ein Merkmal dafür, daß die Kopfbildung einsetzt. Einige Zeit später kann es denn auch zur Tentakelbildung kommen; diese kann jedoch unter ungünstigen Bedingungen unterbleiben, wie wir weiter unten finden werden.

Wir sehen an diesem Beispiel, wie auch ein unteres Knospenstück, das seiner oberen Teile beraubt ist, zunächst nicht die fehlenden Stücke ergänzt, sondern nur den Fuß bildet, zu dessen Entstehung die Potenzen einmal vorhanden waren. Es überwiegt also auch hier die Entwicklungstendenz über die Regeneration, die erst später eintreten kann, wenn die Verhältnisse es gestatten.

Die Bedingungen, die ein Auswachsen zu einem vollständigen Tier zulassen oder verhindern, sind auch hier in dem Material zu suchen, das zur Verfügung steht. Besitzt der Stumpf selbst Nahrung genug oder wird sie ihm vom Muttertier geliefert, so entwickelt er sich weiter; die Entwicklung unterbleibt jedoch, wenn diese Bedingungen

nicht erfüllt werden.

Den einen Fall zeigt Fig. 3e. An dieser Hydra war der Spitzenteil der Knospe so tief unten abgeschnitten, daß nur noch ein Restchen stehen blieb. Dieser Rest bildete sich nach und nach zu einem knopfartigen Auswuchs um, der noch lange Zeit an dem Tiere sichtbar blieb. Auch 10 Tage nach der Operation, als das Tier getötet wurde, ließ er sich noch gut feststellen. Bei anderen Versuchen verschwanden solche geringe Restchen, die nicht mehr genügend Kraft zur Weiterentwicklung besaßen, in kürzerer oder längerer Zeit. Sie wurden resorbiert und von den Muttertieren, die nicht gefüttert wurden und daher Nahrungsmaterial brauchten, vollständig aufgesogen.

Der zweite Fall einer behinderten Weiterentwicklung von Knospenstümpfen wird durch die Fig. 4 demonstriert. Er tritt ein bei gleichzeitiger Regeneration von Mutter und Knospe, die wir uns an diesem Beispiel ansehen wollen. Bei dem Versuch 30 x, dessen Stadien in der Abbildung 4 dargestellt sind, war einer mit junger Knospenanlage versehenen Hydra viridis am 23. X. der Kopf, der Fuß sowie der Spitzenteil der wachsenden Knospe entfernt worden. Fig. 4a

zeigt dies Rumpfstück unmittelbar nach der Operation. Am 24. X. war das Knospenspitzchen zu einer Hydra von der Form der Abb. 3 a umgebildet, die sich nach und nach zu einem wohlproportionierten kleinen Tier entwickelte, wie oben beschrieben und in Fig. 3e abgebildet ist. Die Kopf- und Fußteile des Muttertiers waren bis 30. X. ebenfalls zu vollständigen Tieren regeneriert, letzterer noch dadurch besonders kenntlich, daß er eine im Verhältnis zum übrigen Tier viel zu große Anheftungsscheibe besaß. Das Mittelstück, dessen Weiterentwicklung uns hier vor allem interessiert, war bis zum 25. X. zu der Form der Fig. 4b umgebildet. Die Wunden hatten sich ge-

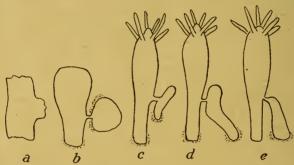


Fig. 4. Umbildung eines Mittelstücks von H. v. mit geköpfter Knospenspitze. Fußscheiben mit Anheftungssekret. b = 2 Tage, e = 15 Tage nach der Operation.

schlossen, der Knospenrest war abgeschnürt und zu einem typischen Fuß und viel Anheftungssekret umgebildet. Die Weiterentwicklung ging nun in der Weise vor sich, daß der mütterliche Rest sich nach und nach zu einer vollständigen Hydra regenerierte, während der Knospenteil zunächst in morphallaktischer Umlagerung eine Ausbildung angenommen hatte ähnlich wie Figur 3d, nur etwas kleiner, so daß ich am 27. X. erwartete, tags darauf eine typische Hydra mit Knospe vorzufinden. Diese abschließende Entwicklung unterblieb jedoch; der zum Fußteil umgebildete Knospenrest begann vielmehr von da an Veränderungen zu erleiden, wie sie sukzessive in Abb. 4 c-d abgebildet sind. Der Verbindungsstreifen, der ihn mit dem Muttertier vereinigte, rutschte immer weiter nach oben, so daß er am 30. X. etwa die Mitte (Fig. 4c), am 31. X. beinahe am Ende des Knospenrests zu finden war. Trotz dieser Verlagerung blieb der untere Teil funktionsfähig und war von der Zeit an, wo er groß genug geworden war, um den Boden zu erreichen, mit der Fußscheibe angeheftet (Fig. 4d). In den ersten Novembertagen war das Stadium der Fig. 4e erreicht; der aus dem stehengebliebenen Knospenrest entstandene Fußteil war mit dem entgegengesetzten Ende, an welchem ursprünglich eine Verbindung bestand, mit dem Muttertier verbunden und funktionierte als dessen zweiter Fuß.

Die in diesem Versuch beschriebenen Einzelheiten sind natürlich nur spezielle Fälle und wiederholen sich nicht bei jedem Versuch in

genau derselben Weise. Es gibt alle möglichen Variationen bei diesem Kampf der Teile, von denen jeder für sich Material beansprucht. Typisch ist jedoch an diesem Beispiel das Weitergehen der einmal eingeschlagenen Entwicklungsrichtung, der Beharrungszustand, der die in Entstehung begriffene Knospe sich weiterentwickeln und aus den verbliebenen Teilen die Organe hervorgehen läßt, die auch normalerweise daraus entstehen würden; ist dieser Modus zu einem gewissen Abschluß gekommen, so tritt dann erst die Regenerationstendenz in Wirksamkeit. Es kommt in der Knospe zur Bildung des Kopfes, sofern es möglich ist. Bei diesem Beispiel geht es nicht, da inzwischen der mütterliche Rest sich zu einem vollständigen Tier umgebildet hat; bei ihm kann sofort die Regenerationskraft ihre Wirksamkeit ausüben, da keine andern Entwicklungs- und Wachstumstendenzen vorliegen. Zu dieser Regeneration aber braucht es alle verfügbaren Stoffe und kann daher nichts abgeben; im Gegenteil sucht es dieselben noch von der Knospe zu erlangen, was auch gelingt, da diese noch zu keiner Selbständigkeit gekommen ist.

Um die Versuche zu variieren, wurden auch noch bei Hydren mit jungen Knospen die Kopfteile längs gespalten, so daß die Knospenanlage an den einen Spaltungskomplex zu liegen kam. Der Erfolg dieser Operationen war der, daß sich die in zwei Teile zerlegte obere Hälfte zu zwei Köpfen umbildete, indem die seitlichen Schnittränder sich zusammenlegten und verschmolzen. Die Knospen entwickelten sich weiter und lösten sich bald ab, wie es auch normale Tiere getan haben würden. Denn da bei diesen Versuchen kein Materialverlust vorliegt, sondern nur eine andere Materialverteilung, treten Regenerationsvorgänge, die hemmende Wirkung ausüben könnten, nicht auf. Deshalb wurde eine etwas modifizierte Versuchsanordnung gewählt, und den Tieren, die in der soeben beschriebenen Weise behandelt waren, noch der Tentakelkranz desjenigen Kopfstücks abgeschnitten, welches die Knospen trug. Der Erfolg war, daß die Knospe sich weiter entwickelte, eine Regeneration des Tentakelkranzes dagegen unterblieb. Die Stümpfe verloren vielmehr an Größe, je mehr die Knospen sich ausbildeten, ein Zeichen dafür, daß sie zum Teil verbraucht wurden. Regelmäßig lösten sich die Knospen nach 5 bis 6 Tagen ab; der stehengebliebene Stumpf wurde darauf meist kleiner und kleiner, bis er nach ca. 10 Tagen verschwand. Er war aufgesogen worden von der anderen Kopfhälfte und diente ihr gewissermaßen als Nahrungsreservoir, wie alle derartigen unselbständigen Anhängsel, was man auch daraus sehen kann, daß nach ihrer Aufsaugung stets typische Hungererscheinungen mit Depressionen eintreten.

Die Versuche mit der gleichzeitigen Regeneration von Mutterund Tochtertieren lehren, daß es nicht das gleichsam embryonale Gewebe der jüngeren Tiere ist, das ein Überwiegen der Knospenbildung und einen Vorsprung vor der Regenerationskraft bedingt; sonst müßte eine geköpfte Knospe, die ja jugendliche Elemente genug enthält, sehr schnell eine neue fertige Hydra herstellen können und würde nicht von einem Stumpf der Mutter als Material benützt und aufgesogen werden können. Vielmehr ist es nur die einmal eingeschlagene Entwicklungsrichtung, die in einer Art Beharrungsvermögen weitergeht und dadurch rascher zu einem selbständigen Tier führt als die Regeneration. Die Spitze einer jungen Knospe ist einem prädestinierten Vegetationspunkt zu vergleichen, an dem das Wachstum weitergeht, auch wenn der Zusammenhang unterbrochen ist. Das am Muttertier verbleibende Knospenstück regeneriert auch erst dann, wenn die schon prädestinierten Zellen ihre Entwicklung beendet haben und zur Ruhe gekommen sind. Wenn sie den Teil, für den sie bestimmt, gebildet haben, kann dann über den Umweg der Morphallaxis die Entstehung eines vollständigen Tiers eintreten.

Die Versuche lehren zweitens, daß das von Tannreuther geleugnete Spitzenwachstum doch vorhanden sein muß. Wenn nur an den Basalteilen ein Wachstum vorkäme, würde sich eine abgeschnittene Knospenspitze nicht weiter entwickeln, das basale Stück dagegen würde größer werden und sehr schnell ein neues Tier bilden können. Es ist aber gerade das umgekehrte der Fall, das losgetrennte Spitzchen wird größer und der am Muttertier stehenbleibende Stumpf wächst

nicht weiter, sondern bildet nur die Fußteile aus.

Drittens kann die gleichzeitige Regeneration von Mutter- und Tochtertieren als schönstes Beispiel dienen für die große Unabhängigkeit der einzelnen Teile einer Hydra, wodurch dann die Kämpfe um das Material entstehen. Sie treten sofort ein, wenn durch einen Schnitt ein Aufhalten der einmal eingeschlagenen Entwicklungsrichtung bei der Knospe eingetreten ist, die in ihr liegenden Beharrungszustände ausgeschaltet wurden und dadurch das vorhandene Übergewicht beseitigt ist. Welcher Teil in diesem Kampf zuletzt die Oberhand behält, der Mutter- oder der Knospenteil, ist anfangs nicht vorauszusagen; es kommt auf den Zufall an, da immer die Partie am Ende obsiegt, die durch irgendwelche Ursache einen Vorsprung gewinnt. Meist ist es der Stumpfrest des mütterlichen Tiers; bei der Knospe geht die Entwicklung zwar zunächst weiter, muß indes bald zum Stillstand kommen. Wesentliche Bestandteile können nicht gebildet werden, da die Teile, welche sie zu liefern hätten, entfernt worden sind, und es kann sich daher kein fertiges Tier bilden. Höchstens auf dem Umweg der Umbildung, der Morphallaxis. Aber während dieser Vorgänge hat sich der Rest des Muttertiers zu einem fertigen Organismus regeneriert und dadurch eine Selbständigkeit gewonnen, die dazu führt, die noch nicht soweit restituierten Knospenteile einzusaugen und bei Materialmangel für sich zu verwenden.

Die Resultate, die sich bei den Untersuchungen über gleichzeitige Regeneration und ungeschlechtliche Fortpflanzung ergeben, lassen sich dahin zusammenfassen, daß das Knospenwachstum vor der Regeneration prävaliert. Eine normale Knospe wird niemals von dem Muttertiere aufgesogen und zur Regeneration derselben aufgebraucht, sondern ihr Wachstum geht weiter und kann die mütterlichen Reste für sich verwenden. Dies gilt für Knospenanlagen jeder Größe, sofern sie nur selbst nicht geschädigt sind.

Es liegt hier scheinbar ein großer Gegensatz zu der geschlechtlichen Fortpflanzung vor, da dort die Eier und die Spermien sich nicht weiter entwickeln, sondern von den regenerierenden Tieren aufge-

braucht werden.

Dieser Gegensatz ist jedoch nicht so groß wie er scheinen mag. Es kann ja auch bei der Entwicklung der Geschlechtsprodukte eine Einschmelzung unterbleiben, und zwar geschieht dies in dem Fall, daß die Differenzierung zu weit gegangen war, um aufgehalten oder rückgängig gemacht zu werden. Bei der Spermatogenese tritt dies nicht so in Erscheinung, da dort die Neubildung sich über einen längeren Zeitraum ausdehnt, so daß Spermien, die ihre Entwicklung vollenden werden, neben andern jüngeren vorkommen, die sich nicht weiter entwickeln können und deshalb als Nahrung dienen. Bei den Eiern und Ovarien dagegen haben wir gesehen, daß dort die sehr weit fortgeschrittenen Stadien sich weiterentwickeln können; halbfertige Eier werden ausgestoßen, und nur die undifferenziertesten Elemente werden in ihrer Entwicklung gehemmt und aufgesogen.

Bei der Knospenentwicklung haben wir anzunehmen, daß hier dasselbe vorliegt: die Differenzierung ist schon bei den ganz kleinen Anlagen, sogar in den Vegetationszonen, zu weit gediehen, als daß ein Aufhalten oder "Rückwärtsentwickeln" möglich wäre. Zum Aufbau einer Knospe gehören ja viel mehr Elemente als zu einem Ei oder zu Spermien; und zwar sind es Elemente, die eine große Potenz be-Jede Zelle oder Zellgruppe ist auch schon, wie wir sahen, sehr früh für bestimmte Zwecke prädisponiert, so daß z. B. eine Fußentwicklung zustande kommt, sowie Tentakel aus kleinen Teilstücken entstehen, die aus dem Zusammenhang herausgenommen sind. Und diese Entwicklung kann, wenigstens eine Zeit lang, aus sich heraus weitergehen, ohne auf Nahrungszufuhr angewiesen zu sein. Dies ist bei noch nicht vollendeten Geschlechtsorganen nicht möglich, da sie stets vom Muttertier abhängig sind. Sie parasitieren gewissermaßen auf dem Muttertier und sind zu selbständigen Leben nicht fähig; eine Knospe dagegen erreicht bald eine große Unabhängigkeit und Selbständigkeit, und das ist ja, wie wir sahen, das Maßgebende.

So erlangt die Knospe leicht den Vorrang bei dem Kampf um das Material, der überall bei *Hydra* eine so große Rolle spielt und schou in der Knospenfolge in Erscheinung tritt. Die Spiralwindung, die bei *Hydra fusca* und *viridis* zustande kommt bei einer Verbindung der nacheinander entstehenden Knospen, sowie die gekreuzte Knospenstellung bei *Hydra grisea* wird ja ausschließlich bestimmt durch die "Gunst der Ernährung", da eine Knospe nur an solcher Stelle entstehen kann, deren Umkreis nicht durch eine andere vorher ausgesogen ist. Daß eine

solche Ausnutzung stattfindet, ist, wie Hertwig zeigt, daran kenntlich, daß eine Stelle, an der eine Knospe stand, bei *H. fusca* die Beschaffenheit des nur wenig Material enthaltenden Stils annimmt.

Bei gut genährten Polypen kann es jedoch auch zu Einschüben, die eine regelmäßige Knospenfolge verwischen, kommen, da dam die ausgenützten Komplexe durch Nahrungszufuhr zu neuer Entwicklung gekräftigt werden; der normale Verlauf wird wird dann durch Material-überschuß verändert.

Umgekehrte Verhältnisse liegen dagegen vor, wenn wir durch irgendeine Amputation die Hydren zur Regeneration veranlassen. Dann tritt das ein, was wir bei Protozoen, denen die Hydren ja in mancher Weise gleichen, eine "gestörte Kernplasma-Relation" nennen: ein Substanzverlust auf der einen Seite, der das Gleichgewicht des ganzen Systems aus der Ruhe bringt; und nun kommt es zu einem heftigen Kampf der einzelnen Teile um das noch vorhandene Material. Gefütterte Tiere können die Verluste bald ausgleichen; bei hungernden dagegen dauert der Kampf, bei dem ein jeder Teil seinen Verlust ausgleichen oder seine Entwicklung beenden will, so lange, bis ein Glied ein Übergewicht erlangt und eine gewisse Selbständigkeit bekommen hat. Das kann unter gewissen Umständen lange dauern, so sehr, daß bei gleichmäßiger Entwicklung alle Teile zu wenig Material erlangen und dann unter Hunger- und Depressionserscheinungen zugrunde gehen. Meist gewinnt aber ein Teil das Übergewicht; er reißt zunächst das etwa noch vorhandene Material an sich, benützt dann den andern, schwächeren Teil selbst als Nahrungsstoff und braucht ihn schließlich ganz auf, wodurch dann wieder ein Gleichgewichtszustand erreicht und eine neue, einzige Individualität geschaffen ist.

Übersicht über die zitierte Literatur.

Brauer, A., Über die Entwicklung von Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 52, 1891. Goetsch, W., Beobachtungen und Versuche an Hydra. Biol. Zentralbl. Bd. 37, 1917. Ders., Neue Beobachtungen und Versuche an Hydra. I. Biol. Zentralbl. Bd. 39, 1919. Ders., Neue Beobachtungen und Versuche an Hydra. II. Biol. Zentralbl. Bd. 40, 1920. Hadzi, J., Die Entstehung der Knospe bei Hydra. Arb. aus d. Zool. Inst. Wien 18, 1909.

Hertwig, R. v., Die Knospung und Geschlechtsentwicklung von *Hydra*. Biol. Zentralbl. Bd. 26, 1906.

Kleinenberg, N., Hydra. Leipzig 1872.

Schultz, Eugen, Über Reduktionen u. Hungererscheinungen bei *Hydra fusca*. Arch. Entw.-Mech. Bd. 21.

Steche, O., *Hydra* und Hydroiden, Monogr. einheimischer Tiere. Bd. III. Verlag W. Klinkhardt. Leipzig 1911.

Tannreuther, G. W., Observation on the Germ-Cells of Hydra. Biol. Bull. Woads Hole Vol. 16.

Ders., Budding in Hydra ibid.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: 40

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

Artikel/Article: Neue Beobachtungen und Versuche an Hydra. 458-472