

## Die Bedeutung der interstitiellen Zellen für die Lebensvorgänge bei *Hydra*.

Von PAUL SCHULZE, Berlin, zurzeit Bukarest.

(Mit 12 Abbildungen.)

Gelegentlich meiner letzten *Hydra*-Arbeit habe ich schon die Frage nach der Bedeutung der interstitiellen Zellen für gewisse Lebensvorgänge am Polypenkörper gestreift (P. SCHULZE p. 45 u. 86); ich möchte hier noch einmal im Zusammenhang auf diese Gedankengänge eingehen und sie weiter ausführen, um neue eigens auf diesen wichtigen, bisher vernachlässigten Gegenstand gerichtete Untersuchungen anzuregen.

Wie bekannt liegt bei den Hydren in den basalen Ektoderm-lücken eine große Anzahl von kleinen indifferenten Zellen (Fig. 2, J), die von KLEINENBERG (p. 12) mit dem Namen der interstitiellen Zellen belegt worden sind. Sie entstehen im Embryo vor der

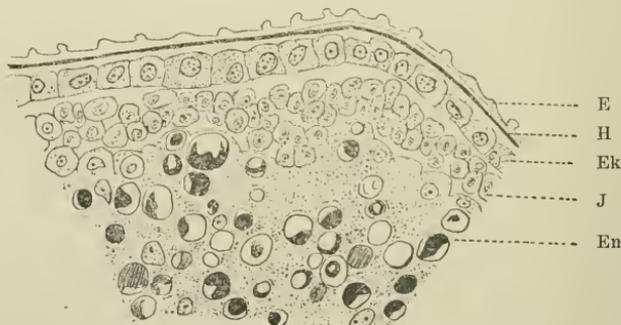


Fig. 1. *Pelmatohydra oligactis* PALLAS (n. BRAUER Taf. 12, Fig. 7). Embryo, Bildung der J-Zellen. E Embryothek, H innere Hülle, Ek Ektoderm, J J-Zellen, En Entoderm.

Bildung der Stützlamelle und liegen in diesem Stadium als meist zweischichtige Zellmasse (Fig. 1, J) zwischen Ekto- und Entoderm (BRAUER p. 196). Am ausgebildeten Tier finden sie sich besonders im mittleren Körperteil, fehlen ganz in den Tentakeln und so gut wie ganz im Stiel der *Pelmatohydra*-Arten. In diesen J-Zellen, wie ich sie der Kürze halber hier nennen will, besitzen die Süßwasserpolypen ein ganz einzigartiges Reserveheer embryonaler Zellen, das in jedem Augenblick je nach Bedarf für die verschiedensten Zwecke eingesetzt werden kann. Eine Vorherbestimmung der einzelnen Elemente für bestimmte Leistungen ist nach unseren bisherigen Kenntnissen nicht vorhanden, auch nicht bei denjenigen, welche die Geschlechtszellen bilden (NUSSBAUM a p. 292, TANN-

REUTHER b p. 205). Ohne eine eingehende Berücksichtigung dieser J-Zellen, erscheint ein tieferes Eindringen in die meisten Lebensprozesse bei unseren Hydren kaum möglich, wie im folgenden gezeigt werden soll.

Die J-Zellen beim Ersatz einzelner Zellen besonders der Nesselzellen.

Die J-Zellen zeigen zweierlei Wachstum: homotypisches zum Ersatz der dauernd im Körper vorhandenen Zellarten und heterotypisches zur Bildung der nur zu gewissen Zeiten auftretenden Geschlechtsprodukte. Der Ersatz einzelner verbrauchter Zellen kann sich auf die verschiedensten Zellarten erstrecken. „Man kann ruhig sagen, daß aus den indifferenten Zellen unter Umständen alle

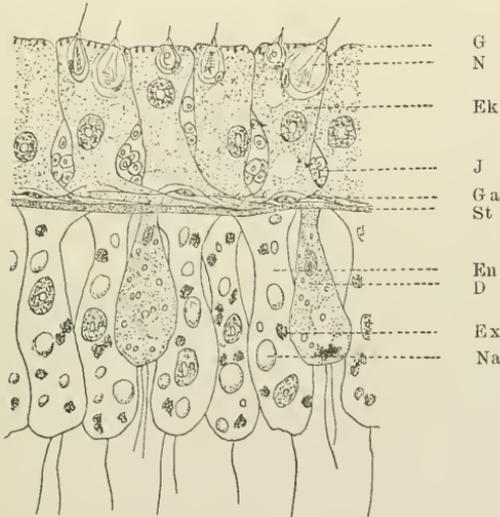


Fig. 2. Schematischer Längsschnitt durch eine *Hydra*. G Gallertartige Kutikularkörnchen, N Nesselkapseln, Ek ektodermale Deckmuskelzellen, Ga Ganglienzellen, J J-Zellen, St Stützlamelle, En Entodermale Nährmuskelzellen, D Entodermale Drüsenzellen, Na Nahrungsballen, Ex Exkretkörnchen.

bei *Hydra* vorkommenden Zellarten entstehen können“ (HADŽI c p. 12). So wandern z. B. dauernd J-Zellen in das Entoderm und ersetzen die verbrauchten Drüsenzellen, ebenso erneuern sie die Schleimdrüsen des Mundeinganges. In großem Maßstabe findet ein solcher Ersatz aber bei den Nesselzellen statt. Wie wir erwähnten, besitzen die Arme keine interstitiellen Zellen; wie findet also die Erneuerung der ausgestoßenen Kniden statt? Es hat sich herausgestellt, daß die Nesselkapseln hier wie bei *Tubularia*, wo diese eigentümliche Erscheinung von HADŽI (b) entdeckt wurde, eine

Wanderung durchmachen müssen, um zu ihrem Verbrauchsort zu gelangen (TOPPE p. 224, JAKOBSON p. 128, EWALD p. 331). Sie entstehen bei *Hydra* aus den J-Zellen des Körperstammes. Nach JAKOBSON durchbrechen sie, übereinstimmend mit *Tubularia*, die Stützlamelle und gelangen durch das Entoderm in den Gastralraum. Hier wandern sie, hauptsächlich durch den Strom der Nährflüssigkeit getrieben, bis in die Tentakel, gehen wieder durch Entoderm und Stützlamelle, dringen in die Epithelzellen ein, entwickeln das Cnidocil und sind gebrauchsfertig. EWALD dagegen sah die Wanderung nur durch die basalen Ektodermücken vor sich gehen.

DEGENER (p. 58) hat schon auf den Vorteil, der für den Polypen in diesem merkwürdigen Vorgang liegt, hingewiesen. „Wären diese Zellen in einer für das ganze Leben ausreichenden Menge fertig in allen Teilen des Polypenkörpers deponiert, so würde dieser überwiegend aus ihnen bestehen müssen. Und lägen sie fest an einer bestimmten Stelle, so würde diese nach einmaliger Benutzung beim Beutefang dauernd unbrauchbar sein, und der Polyp müßte schließlich aus Mangel an Nesselkapseln verhungern. Die Natur hat es praktischer so eingerichtet, daß kleine Ersatzzellen jederzeit sich vermehren, sich nachträglich erst zu reifen Nesselkapseln entwickeln und daß sie an die Orte des stärksten Verbrauches wandern.“

In den Tentakeln, wo zweifellos die meisten dieser Waffen verbraucht werden, fehlen die Nesselbildungszellen ganz. Das muß zunächst befremden; aber je weniger andere Zellen in der Tentakelwand auftreten, um so mehr reife Nesselzellen finden in ihr, also gerade da Platz, wo sie am nötigsten sind.“ Ein bemerkenswerter Unterschied macht sich in den beiden Gattungen *Hydra* und *Pelmatohydra* bemerkbar. Wie wir gleich sehen werden, haben nämlich die Stielhydren, relativ und absolut, weniger interstitielle Zellen als die Angehörigen des Genus *Hydra* s. str. Offenbar aus diesem Grunde besitzt *Pelmatohydra* in den Tentakeln weniger Nesselkapseln als *Hydra* (TOPPE p. 222) und während sie bei ersterer im Stielteil fast völlig fehlen, finden sie sich bei dieser bis dicht an die Fußscheibe heran, ja bisweilen sogar zwischen deren Drüsenzellen. Erwähnt sei noch, daß an dem Ektoderm der sich bildenden Geschlechtsorgane die Nesselkapseln nicht mehr ersetzt werden (NUSSBAUM a p. 282), wahrscheinlich infolge Schwierigkeiten bei der Durchwanderung der hier sehr dichtliegenden Zellen.

Die J-Zellen bei der ungeschlechtlichen Vermehrung.

Schon LEEUWENHOEK (p. 1304) hatte beobachtet, daß sich die Hydren auf eine ganz eigentümliche, bis dahin nur von den Pflanzen

bekannte Weise vermehren können, nämlich durch Knospung. Der Anonymus, der im gleichen Jahre (1703) wie er über seine Beobachtungen an *Hydra* berichtet (p. 1494), sah auch schon, daß sich der Körperhohlraum der Mutter unmittelbar in die Knospen fortsetzt. Was ist daher verständlicher, als daß man bis in die neueste Zeit hinein der Ansicht war, die beiden Blätter der Mutterhydra, Ektoderm und Entoderm, bildeten durch einfache Ausstülpung die Knospe; um so mehr als die histologische Untersuchung diese Anschauung, die für die marinen Hydroiden auch zu Recht besteht, zu unterstützen schien. Durch die Untersuchungen von TANNREUTHER (c) und HADŽI (c) wissen wir jetzt, daß im Gegensatz zu ihren Verwandten im Meere bei den Süßwasserpolyphen die Knospen weder aus dem Ektoderm noch aus dem Entoderm der Mutter stammen; sie bauen sich vielmehr aus den embryonalen J-Zellen auf, die ganz den Charakter einer mittleren Körperschicht, eines Mesoderms, besitzen. Das erste Stadium der Knospenbildung ist durch rege Vermehrung der interstitiellen Zellen gekennzeichnet, die sich sowohl zwischen die ektodermalen als auch nach Durchwanderung der Stützlamele zwischen die entodermalen Epithelzellen einkeilen und zu solchen werden. Diese jugendlichen Zellen liefern durch weitere lebhaftete Teilung das Material der Knospe. Die Knospenbildung beruht also auf einem gesteigerten und lokalisierten homotypischen Wachstum der J-Zellen.

Das nach der Definition von DEGENER (b p. 635) für eine Knospe charakteristische „spezifische lokale, von dem normalen der Mutter abweichende Wachstum“ zeigt sich hier eigentlich nur in der Richtungsänderung, die an einer bestimmten Stelle einsetzt; das Wachstum verläuft nicht mehr oricaudad, sondern in einem Winkel zu dieser Richtung; die ihn bedingende Hervorwölbung wird hervorgerufen durch ein über das normale Maß hinausgehendes Überwandern einzelner neuer Zellen in die mütterlichen Epithelien. Das gewöhnliche ausgeglichene (etwa zu einer Querteilung führende) und das lokalisierte gesteigerte, die Knospung hervorrufende Wachstum scheinen mir nur graduell, nicht aber in ihrem Wesen verschieden zu sein. Es ist entschieden auffallend, daß *Hydra* selbst bei reichlichster Ernährung, die starke Knospung bedingt, nicht oder doch nur sehr selten zu Querteilungen schreitet. Man gewinnt den Eindruck, als ob diese Fortpflanzungsart, die wohl ursprünglich häufiger war, fast ganz durch die Knospung verdrängt wurde. (Die Längsteilung fasse ich nicht als normalen Teilungsprozeß auf. P. SCHULZE p. 102.) Ich möchte keineswegs einen so schroffen Standpunkt in bezug auf den Zusammenhang zwischen Teilung und Knospung ein-

nehmen wie DEEGENER (b p. 586), der sagt: „Beide, Teilung und Knospung, kommen bei *Hydra* vor; beide sind nicht durch Übergänge miteinander verbunden, weil in ihrem Wesen verschieden.“ (Besser würde man hier von (gesteigertem) normalem Wachstum und Knospung sprechen, da die Teilung als solche ja nicht dem Knospungsprozeß entspricht.) — Ich könnte mir sehr gut vorstellen, daß sich *Hydra* ungeschlechtlich zunächst nur durch Querteilung fortpflanzte, wie etwa *Protohydra leuckarti* GREEF, daß dann aber durch besondere Verhältnisse, die uns ein genaues Studium der J-Zellen wohl noch klarstellen wird, die indifferenten Zellen des mittleren Körperteiles lokal zu stärkerer Vermehrung angeregt und dadurch zunächst schwache Hervorwölbungen verursacht wurden,

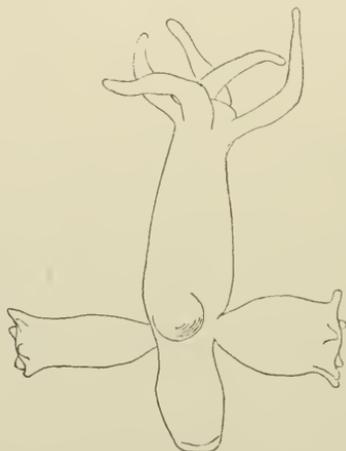


Fig. 3. *Hydra* sp. (n. FRISCHHOLZ Fig. 11). Anordnung der Knospen und Entstehungsmodus der Tentakel.

die aber wegen ihrer Kleinheit die Querteilung nicht modifizierten. Wenn diese Bevorzugung gewisser Gruppen von J-Zellen aber ausgeprägter wurde, so konnten die Ausbuchtungen des Körpers größer werden, eine gewisse Selbständigkeit erlangen und nun durch eine basale Querteilung (zunächst wohl ohne Tentakel) abgelöst werden.

Die Knospen entstehen am Körper der Polypen keineswegs wahllos, sondern nach bestimmten Regeln, die bei *Hydra* andere sind als bei *Pelmatohydra*. Bei *Hydra* (ähnlich verhält sich anscheinend auch *Chlorohydra*) treten die Knospen im unteren Drittel der Körpers, verhältnismäßig dicht zusammenstehend, gegen-, wechsel- oder wirtelständig auf (Fig. 3), bei *Pelmatohydra* dagegen in einer Spirale, die von der Stielgrenze gegen den Mundpol ansteigt (Fig. 7), ohne ihn aber zu erreichen (HERTWIG, KRAPPENBAUER). Wodurch

sind diese charakteristischen Unterschiede bedingt? Bei *Hydra* finden sich zahlreiche J-Zellen bis dicht auf die Fußscheibe herab. Je nach der Dicke des Tieres werden dadurch auf gleicher Höhe oder in geringer Höhendifferenz mehrere Knospen mit dem nötigen Zellmaterial versehen werden können. Haben wir besonders kräftige Tiere von großem Körperdurchmesser vor uns, so entstehen nicht weniger als 3—4 Knospen auf gleicher Höhe (P. SCHULZE p. 84). Anders bei *Pelmatohydra*.

Während bei *Hydra* das Entoderm des Körperschlauches bis an den aboralen Pol heran den bekannten Bau zeigt, findet sich dieser bei *Pelmatohydra* nur im oralen und mittleren Teil; das untere Drittel dagegen weist bei ziemlich schroffem Übergang nur eine Zellart auf, die blasig und ohne Einschlüsse erscheint und einen fast abgestorbenen Körperabschnitt darstellt, welcher gelegentlich auch ganz abgestoßen werden kann (HADŽIĆ p. 6). Der Stielteil scheidet wohl so gut wie völlig für die Verdauungsfunktion und für die Speicherung von Reservestoffen aus. Bei *Pelmatohydra* fehlen ferner, wie erwähnt, im Ektoderm des Stieles die J-Zellen fast ganz und am übrigen Körper sind sie nach meinen Präparaten von *P. oligactis*<sup>1)</sup> spärlicher vertreten als bei der ungestielten Gattung *Hydra*. Entsteht also bei den Stielhydren die erste Knospe an der Grenze von Magen und Stiel, so verbraucht sie die in ihrer Umgebung liegenden J-Zellen, und zwar wird wahrscheinlich der Verbrauchskreis ein größerer sein als bei *Hydra*, da die interstitiellen Zellen hier zerstreuter liegen. Die folgenden Knospen werden die noch vorhandenen dann am besten ausnützen, wenn sie in einer Spirale an dem Körper hinaufrücken. Für diese Erscheinung sind aber noch andere Gründe maßgebend. Die Aufeinanderfolge der Knospen (die „Knospungsintensität“) ist bei *Pelmatohydra* eine schnellere als bei *Hydra* (HASE). Damit kein völliger Verbrauch der J-Zellen eintritt, die ja außer der Knospenbildung noch vielfache andere Aufgaben zu erfüllen haben, müssen sie sich lebhaft vermehren; hierzu wiederum ist eine ausreichende Ernährung nötig. Bei guter Ernährung, deren Wirkung durch Wärme noch gesteigert werden kann, reifen die Knospen schneller und lösen sich infolgedessen auch schneller ab, als bei hungernden Tieren und bei Kälte (NUSSBAUM c p. 612). Während bei *Hydra* auch das unterhalb der Knospen

<sup>1)</sup> Biologische Anzeichen sprechen dafür, daß *P. braueri* BEDOT (= *polypus* BRAUER nec. L.) in bezug auf J-Zellen und Entoderm eine Mittelstellung zwischen *P. oligactis* und den *Hydra*-Arten einnimmt. Eine Bestätigung durch histologische Befunde würde sehr für die Richtigkeit der hier entwickelten Gedankengänge sprechen.

gelegene Entoderm noch leistungsfähig ist und für die Ernährung der Knospen in Betracht kommt, scheidet dieser Teil hier vollständig aus. Er ist aber für die Knospenernährung anscheinend von besonderer Wichtigkeit, denn bei stark knospenden Exemplaren von *Hydra* werden die Einschlüsse im Entoderm des aboralen Endes verbraucht und die Entodermzellen vakuolisiert, wodurch äußerlich und innerlich eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Stiel der *Pelmatohydra* entsteht. Bei dieser Gattung kann durch denselben Vorgang der Stielteil vergrößert werden. In gewissen Grenzen findet später, wohl durch Neueinwanderung von J-Zellen, eine Regeneration des Entodermes statt. Um ausreichend ernährt zu werden, müssen deshalb bei den gestielten Polypen die Knospen möglichst gleichmäßig über den ganzen Körper verteilt werden. Ist der Ernährungszustand der Mutter gut, so kann die Knospungslinie in einer engeren Spirale verlaufen als bei schlechtem (HERTWIG). Die eben geschilderten Verhältnisse bringen es mit sich, daß sich eine relativ schlecht ernährte *Hydra* und eine gut ernährte *Pelmatohydra* in ihrem Knospungsbild nähern können.

Nun zu einem weiteren Unterschied beider Gattungen. Bei *Hydra* entstehen die Tentakel an den Knospen gleichzeitig (Fig. 3), und zwar normalerweise immer mehr als 2, bei *Pelmatohydra* zunächst nur 2, dann die anderen in gesetzmäßiger Folge (HAACKE). Man sollte annehmen, daß gerade die schneller knospende *Pelmatohydra* auch die Knospententakel zusammen entwickelte. Zwei Möglichkeiten scheinen mir für die Erklärung dieser Eigentümlichkeiten besonders in Betracht zu kommen: 1. Die Zahl der die Knospe bildenden J-Zellen ist geringer als bei *Hydra* und 2. die Leistungsfähigkeit des die Knospe versorgenden mütterlichen Entodermabschnittes ist eine zu geringe, um eine so rasche Teilung der J-Zellen zu ermöglichen, daß alle Tentakel gleichzeitig gebildet werden können; vielleicht kommen auch beide Faktoren gemeinsam in Betracht.

Die Bildung der Tentakel erfordert sehr viel J-Zellen, aus diesem Grunde wird das Material dafür im Mundfeld der Knospe angehäuft. Nach deren Entstehung ist aber gerade diese Stelle (abgesehen von der Fußscheibe) die an J-Zellen ärmste des ganzen Tieres<sup>2)</sup>, und zwar erschöpfen sich diese Zellen besonders bei der Bildung des Nähreithels der Arme, (HADŽI c. p. 9). Die Anzahl der J-Zellen und eine reichliche, rasche Teilungen ermöglichende Ernährung sind also für die Entstehung der Tentakel sicher von großer Bedeutung. Sehr deutlich geht dies aus den Regenerations-

<sup>2)</sup> Später sind sie hier wieder reichlicher vorhanden.

versuchen von GOETSCH (p. 467) hervor. Eine *Hydra* mit einem größeren Ei wurde dicht über dem Ovar quer durchgeschnitten. Während auf der dem Ei abgewandten Seite die Tentakel regenerierten, unterblieb diese Regeneration auf der Seite des Eies so lange, wie sich dieses in Entwicklung befand (s. Fig. 4).

Dafür, daß die Ursachen für die Verschiedenheiten in der oben angedeuteten Richtung liegen, scheint mir besonders auch zu sprechen, daß die Polypen, welche aus den mit reichlichen Reservestoffen versehenen Eiern hervorgehen, die außerdem zahlreiche, für andere

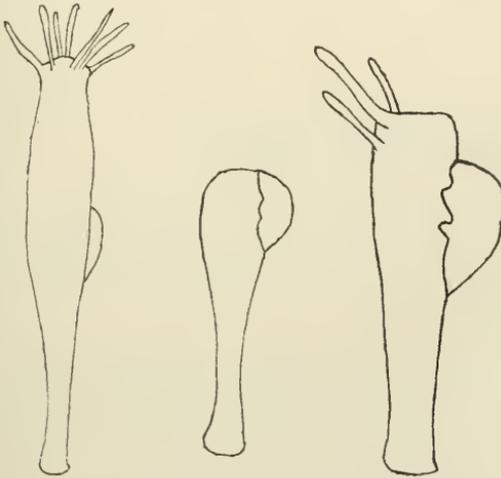


Fig. 4. *Hydra* sp. (n. GOETSCH Fig. 1—3). Verhalten eines Tieres mit Ovarium bei der Tentakelregeneration.

Zwecke noch nicht beanspruchte J-Zellen besitzen, auch bei *Pelmatohydra* die Tentakel gleichzeitig ausbilden<sup>3)</sup>. Andererseits schwankt bei *Hydra*-Knospen die Zahl der gleichzeitig angelegten Tentakel (4, 5, 6 usw.) nach dem Ernährungszustand der Mutter. Gleiche Unterschiede zeigen sich bei Regenerationsversuchen je nach der Größe des Ausgangsstückes (NUSSBAUM a p. 271). Werden endlich bei *Hydra* durch Kälte die Lebensfunktionen verlangsamt, so entstehen hier ebenfalls die Tentakel nacheinander<sup>4)</sup> (JUNG). Nach dieser ersten Tentakel-

<sup>3)</sup> Bei den *Pelmatohydra*-Arten macht sich hier insofern ein Unterschied bemerkbar, als *oligactis* erst 1—2 Tage nach dem Verlassen des Eies meist 4 Tentakel anlegt, während *braueri* schon 4—7 Tentakel besitzt, wenn der Embryo das Ei verläßt (KOELITZ p. 228).

<sup>4)</sup> Wichtig wäre die Feststellung, ob bei *Pelmatohydra* durch Erwärmung eine mehr gleichzeitige Entstehung der Tentakel erzielt werden kann.

serie können später noch weitere auftreten, besonders bei den *Hydra*-arten (bei *H. attenuata* erreicht die Tentakelzahl bei gut gefütterten Tieren sehr häufig 11), bei *Pelmatohydra* bleibt diese Zahl gewöhnlich geringer, daher der sehr treffende Artname *oligactis*.

#### Die J-Zellen bei der geschlechtlichen Vermehrung.

*Hydra* s. l. ist eins der ganz wenigen Tiere, bei welchen keine konstanten Geschlechtsorgane vorkommen. Die J-Zellen erlauben diese Sonderstellung, da aus ihnen sowohl männliche als auch weibliche Geschlechtsprodukte entstehen. Naht eine Geschlechtsperiode heran, so lassen die Helfer für alles, die J-Zellen, aus sich Hoden und Eier hervorgehen, die außen am Körper sitzen und nach der Befruchtung und dem Absetzen der Eier wieder vollständig schwinden. Diese eigentümlichen Verhältnisse bringen es mit sich, daß die Mutter nicht imstande ist, wie es gewöhnlich geschieht, die schutzbedürftigen Eier im Eileiter oder mittels besonderer Anhangsdrüsen mit einer festen Schale zu umgeben; infolgedessen bildet sich hier, ein ganz einzigartiges Vorkommnis im Tierreich, der Embryo selbst eine für jede Art ganz charakteristische Stachelkutikula.

Beim Übergang von der ungeschlechtlichen zur geschlechtlichen Vermehrung tritt das erste Geschlechtsorgan an der Stelle auf, wo die nächste Knospe gesessen haben würde (HERTWIG p. 496, NUSSBAUM c p. 555); ein Verhalten, das nach dem Vorhergesagten durchaus zu erwarten war. Ich stimme mit HERTWIG ganz überein, daß hier nicht etwa eine Homologie zwischen Geschlechtsorganen und Knospen vorliegt, sondern nur der Ausdruck ähnlicher Ernährungsbedingungen. An dem von BRAEM (c p. 325) und KORSCHOLT (p. 392) beobachteten ununterbrochenen Übergang des „zum Ovarium umgebildeten“ Ektoderms in das einer Knospe kann ich bei *Hydra* nichts Merkwürdiges finden. Ich möchte hier noch hervorheben, daß bei den *Margeliden* nach der Schilderung BRAEM'S (a) Knospung und Geschlechtszellenbildung im Prinzip ebenso verlaufen wie bei *Hydra*. Indifferente Zellen im Ektoderm lassen beide aus sich hervorgehen, sie sind „das Produkt einer ganz bestimmten Zellsorte, welche von allen Differenzierungen frei geblieben ist und die organbildenden Kräfte beider Keimblätter, d. h. des Gesamtorganismus, in sich vereinigt. Nun gibt es unseres Wissens nur eine Zellsorte, bei der ein solches Verhältnis zu Recht besteht, nämlich die Keimzellen“ (p. 793). Wahrscheinlich werden durch diese Elemente wie bei *Hydra* auch bei nichtknospenden Medusen einzelne Zellen, Nesselzellen usw. ersetzt werden. Im

BRAEM'schen Sinne läge auch bei den Süßwasserpolyphen eine „Gonoblastie“ und nicht eine „somatoblastische“ Knospenbildung vor (wenn er auch die Richtigkeit der TANNREUTHER-HADŽI'schen Ansicht über die Knospentstehung bestreitet (b p. 369).

Bei den gonochoristischen Spezies entstehen die Geschlechtsorgane, besonders die Hoden in weit größerer Zahl als bei den zwitterigen. Die getrenntgeschlechtliche *Pelmatohydra oligactis* entwickelt z. B. bis 60 Hoden, bei hermaphroditen Arten übersteigt die Zahl dagegen selten 5 (vgl. Fig. 6 und 11). Ähnlich ist es mit den Eiern; hier sind die betreffenden Zahlen etwa 10:3. Da bei den



Fig. 5. *Pelmatohydra oligactis* PALLAS ♂ (n. P. SCHULZE Fig. 69). a) wenige Hoden in einer regelmäßigen Spirale. b) zahlreiche Hoden in zwei ineinandergeschlungenen, unregelmäßigen Spiralen.

gonochoristischen Spezies das für die Bildung von Geschlechtsprodukten zur Verfügung stehende Material nur für die eine Art von Genitalorganen, bei den zwitterigen dagegen für beide gebraucht wird, ist diese Tatsache nicht weiter verwunderlich, ebensowenig wie der Umstand, daß die viel Material verbrauchenden Eier in geringerer Zahl als die Hoden auftreten.

Über die Lage der Hoden beobachtete ich bei *P. oligactis* folgendes:

Die Anordnung einer geringeren Zahl von Hodenbläschen (etwa 10) am Körper ist meist die gleiche wie die von Knospen, sie liegen nämlich in einer ziemlich regelmäßigen Spirale (Fig. 5 a);

größere und kräftigere Polypen dagegen haben oft zur besseren Ausnutzung des vorhandenen Materials, zwei mehr unregelmäßige ineinander geschlungene Spiralen zahlreicher Hoden<sup>5)</sup> (Fig. 5 b). Einen ähnlichen Vorgang sah HERTWIG (p. 494) bei den Knospen. Ließ die Knospungsspirale bei sehr weitem (steilen) Verlauf größere Zwischenräume frei, so konnte in diesen eine neue Knospenreihe entstehen.

Die wichtigste Frage, die uns hier beschäftigen muß, ist die, welche Faktoren lösen die Geschlechtsperiode bei den Süßwasserpolyphen aus. Eine kritische Betrachtung des Problems hat neuerdings NUSSBAUM (c) gegeben. Zwei Anschauungen stehen sich besonders gegenüber, die eine sieht in Ernährungsschwankungen (hauptsächlich NUSSBAUM), die andere in einer gewissen Temperatur (HERTWIG'sche Schule) den Anreiz zur Bildung von Geschlechtsorganen. Unter Wertung der vorliegenden Angaben anderer Autoren und meiner eigenen Beobachtungen, möchte ich mir den Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Vermehrung folgendermaßen vorstellen: Wie wir sahen, ist die Knospung nur ein sehr gesteigertes und lokalisiertes, homotypisches Wachstum, welches durch reichliche Ernährung ausgelöst wird. Hält dieses längere Zeit an, so erschöpfen sich die Zellen der Mutter (starke Vakuolisierung in Ekto- und Entoderm, schlechte Kernfärbung usw., TANNREUTHER a p. 272), da anscheinend die J-Zellen nicht mehr imstande sind, ihre gewöhnlichen Aufgaben zu erfüllen, geschädigt durch die fortgesetzten Teilungen etwa im Sinne der HERTWIG'schen Kern-Plasmakorrelation. Äußerlich kann sich dieser Zustand in Depressionen (s. w. u.) und Störungerscheinungen bemerkbar machen (KRAPPENBAUER p. 18, FRISCHHOLZ a p. 209, HASE p. 58, P. SCHULZE p. 98) und zum Absterben der Tiere führen. Sollen die Polypen wieder gesunden, so muß ein gewisser, wenn auch kurzer<sup>6)</sup> Ernährungsstillstand eintreten, um den Zellen, durch mehr oder weniger völliges Ausschalten des homotypischen Wachstums, Gelegenheit zur Erholung zu geben. Ist dies erfolgt, so setzt bei dem größten Teil der J-Zellen das heterotypische Heranwachsen zu Geschlechtsprodukten ein, und zwar je nach der jetzt zur Verfügung stehenden Nahrungsmenge oder dem noch vorhandenen Reservematerial mehr oder weniger reichlich. Ob dieser Wechsel direkt durch Ernährungsschwankungen

<sup>5)</sup> KRAPPENBAUER p. 33 sah hier so starke Hodenbildung, daß das Ekto-  
derm „einer zusammengeflossenen milchigen, höckrigen Decke glich“.

<sup>6)</sup> Bei KRAPPENBAUER (p. 30) begann *P. oligactis* schon 3 Tage nach der  
Hodenbildung mit der Erzeugung von Knospen.

(NUSSBAUM) oder indirekt durch Kälte (WHITNEY) ausgelöst wird, ist gleichgültig. Bloße Ernährungsschwankungen (NUSSBAUM c p. 629) genügen nicht, um den Wechsel von Knospungs- und Geschlechtsperioden zu veranlassen. Ein Herabsetzen der Futtermenge führt nur dann zur Bildung von Geschlechtsprodukten wenn die Tiere vorher eine genügend große Zahl von Knospen gebildet haben. Die von allen Autoren beobachteten sterilen Exemplare (vgl. z. B. FRISCHHOLZ a p. 271), die an einer Geschlechtsperiode trotz gesunden und kräftigen Aussehens nicht teilnehmen, sind wahrscheinlich solche mit Zellmaterial, das durch die Knospung noch wenig gelitten hat. Die von STECHE (p. 62) geäußerte Vermutung, daß die Reihe der durch Knospung entstandenen Hydren wohl erst eine gewisse Länge erreicht haben müsse, „ehe dieses übergeordnete *Hydra*-Individuum seine Geschlechtsreife erlangt“, hat also eine gewisse Berechtigung.

Sehr gut stimmt mit meinem Erklärungsversuch die Beobachtung von FRISCHHOLZ (a p. 274) überein, daß in einer Kultur die Abstände von einer Geschlechtsperiode zur andern verkleinert werden durch stärkere Fütterung (und damit stärkeren Knospung und schnellerer Zellerschöpfung!), dagegen vergrößert durch Hunger oder schwache Fütterung.

Daß die Erschöpfung der Mutterhydra durch Knospung für das Einsetzen einer Geschlechtsperiode notwendig ist, scheinen auch weitere Angaben von FRISCHHOLZ (a p. 282) zu lehren. Aus Eiern hervorgegangene Hydren wurden nur mäßig gefüttert und knospten infolgedessen auch nur schwach. Trotz Verbringens in die gleich zu besprechende Optimaltemperatur zeigten sie zum Teil keine, z. T. erst nach 55 Tagen undeutliche Gonadenbildung<sup>7)</sup>. Der hier vorgetragenen Ansicht kommt die von HERTWIG am nächsten, der besonders auf Grund der KRAPPENBAUER'schen Experimente, die einen genetischen Zusammenhang zwischen Depression und dem Einsetzen geschlechtlicher Fortpflanzung zu lehren schienen, annahm, daß infolge der Depression die Körperzellen nicht mehr fähig waren, die gebotene Nahrung aufzunehmen; deshalb würde diese den Geschlechtszellen (die aber nach unserer heutigen Kenntnis dann als solche noch gar nicht vorhanden sind!) zuströmen und sie zu starker Entwicklung anregen.

Es ist nun nicht zu bestreiten, daß es bei den beiden Gattungen der braunen Hydren ein verschiedenes Temperaturoptimum für die

<sup>7)</sup> Das einmål beobachtete Auftreten eines Hodens bei einem frisch aus dem Ei geschlüpften Polypen von *H. circumcincta* P. SCH. muß als seltene Ausnahme angesehen werden (P. SCHULZE p. 58).

Bildung der Geschlechtsprodukte gibt ( $+ 20^{\circ} \text{C}$  für *Hydra*,  $+ 10^{\circ} \text{C}$  für *Pelmatohydra*; KRAPPENBAUER, FRISCHHOLZ). Bei dieser optimalen Temperatur vermehren sich die Tiere auf geschlechtlichem Wege nach Knospung auch dann, wenn sie dauernd bei ihr leben (FRISCHHOLZ a p. 275, P. SCHULZE p. 71); der Temperaturwechsel als solcher ist also nicht ausschlaggebend. Worauf der Unterschied im Optimum der beiden Genera beruht, ist schwer zu sagen, ebenso warum die Angehörigen der beiden Gattungen nur ganz ausnahmsweise bei der für das andere Genus geltenden Optimaltemperatur Geschlechtsorgane bilden. Vielleicht liegen hier alte biologische Anpassungen vor. Eine so niedrige Temperatur wie  $10^{\circ} \text{C}$  könnte besonders bei ziemlich plötzlichem Übergang sehr gut eine Ernährungshemmung hervorrufen, so berichtet auch KRAPPENBAUER (p. 28), daß bei *Pelmatohydra oligactis* zunächst die Freßlust stark vermindert wurde; nach 10 Tagen setzte dann Hodenbildung ein, die bei guter Fütterung z. T. so stürmisch verlief, daß die Tiere durch Platzen des Ektoderms abstarben, bevor die Reife der Geschlechtsprodukte erreicht war. Die Wärmegrade  $+ 15-25^{\circ} \text{C}$ , bei denen die Gattung *Hydra* Geschlechtsorgane bildet, scheint dagegen wenig geeignet, die Ernährung und damit die Knospung herabzusetzen.

Hervorzuheben ist noch, daß sich bei Kulturen männliche Geschlechtsprodukte gewöhnlich viel leichter erzielen lassen als weibliche. So wird von verschiedenen Forschern das gelegentliche plötzliche Auftreten von mehr oder weniger entwickelten Hoden bei (selbst stark) hungernden Hydren beobachtet und dieser Tatsache eine große Bedeutung beigelegt. Da die Hungerhodenbildung sehr oft ausbleibt, so kann dem Vorgang, so bemerkenswert er an und für sich ist, eine generelle Bedeutung nicht beigegeben werden. Entweder haben die Hungertiere vorher eine längere Knospungsperiode durchgemacht, dann wird der Hunger als Hemmnis wirken und das homotypische Wachstum aus-, das heterotypische einschalten; oder aber die Polypen haben nicht oder nicht genügend geknospt, dann wird das gleiche Ziel wohl auf anderem Wege erreicht. Beim Eintreten des Nahrungsmangels werden die vorhandenen Reservestoffe des Entoderms in weitgehendem Maße für die Ernährung nutzbar gemacht, was sich äußerlich durch eine mehr oder weniger völlige Aufhellung des Tieres bzw. durch Verlängerung des Stielteiles bemerkbar macht. Sind halbfertige Knospen vorhanden, so können sie zu demselben Zwecke absorbiert werden (KLEINENBERG p. 28, MARSHALL p. 681). Durch diesen Verbrauch des Speichermaterials ist eine Knospung unmöglich geworden. Da keine Beutetiere gefangen werden, werden

auch keine Penetranten und Volventen verbraucht, höchstens einige Glutinantien beim Herumkriechen des Nahrung suchenden Polypen. Ebenso wird der Verbrauch von Schleim- und Drüsenzellen ein verhältnismäßig geringer sein oder gar nicht eintreten. Bei diesen Vorgängen wird aber normalerweise die Mehrzahl der J-Zellen verbraucht, für die Bildung und Erneuerung aller dieser Elemente fehlt also der Anlaß bzw. der Verbrauchsreiz. Man könnte sich vorstellen, daß die Störung des Gleichgewichtes in der Aktivierung des J-Zellenkomplexes, die alle anderen Funktionen und damit das homotypische Wachstum ausschaltet, nun die Tätigkeit in der letzten verbleibenden Tätigkeitskomponente auslöst: heterotypische Zellteilungen zur Bildung von Geschlechtsprodukten, welche je nach der Energiemenge, welche den J-Zellen zur Verfügung steht, mehr oder weniger weit gehen und oft nur mikroskopisch nachzuweisen sind.

Eine Eibildung ist bei Hungerversuchen anscheinend noch nicht erzielt worden, dies ist ja auch durchaus verständlich, denn hier setzen nicht nur Teilungsvorgänge ein, sondern vor allem ein rasches mächtiges Heranwachsen einzelner Zellen und die Bildung des Dottermaterials, Umwandlungen, die sich ohne gute Ernährung nicht durchführen lassen. Schwankt doch auch die Größe der Eier nach dem Ernährungszustand der Mutter (TANNREUTHER a p. 271), und befruchtete Eier, ja selbst solche, die schon mit der Teilung begonnen haben, entwickeln sich nicht weiter, wenn sie von der Mutter losgelöst und dadurch ihrer Nährquelle beraubt werden (T. p. 273). Die histologischen Bilder stimmen mit diesen Tatsachen durchaus überein. Der Verbrauch der Entodermeinschlüsse bei der Eibildung ist sehr auffällig (T. p. 271). Es könnte aber erwartet werden, daß wenigstens die ersten einleitenden Schritte auch zur Bildung weiblicher Organe getan würden, aber selbst diese scheinen noch nicht beobachtet zu sein. (Es bestünde auch die Möglichkeit, daß die weiblichen Tiere bei getrennt geschlechtlichen Arten unter ungünstigen Bedingungen schneller absterben als die ♂♂, wie es STANDFUSS (p. 194) für Schmetterlingsraupen nachwies.)

Außer dem Reiz, der ganz allgemein die Geschlechtsperiode auslöst, scheint noch ein besonderer Faktor für die Eibildung erforderlich zu sein und dieser dürfte auf dem Vorhandensein genügenden Speichermaterials beruhen<sup>\*)</sup>, so sah TANNREUTHER (a p. 271),

<sup>\*)</sup> In diesem Zusammenhang sei auf die bemerkenswerten Feststellungen von CHEWYREUV bei der Schlupfwespengattung *Pimpla* hingewiesen, der zeigte, daß befruchtete Eier, die ♀♀ ergeben, in große, diejenigen, welche ♂♂ liefern, in kleine Schmetterlingspuppen abgelegt worden; bei unbefruchteten Eiern entstehen in gleichem Falle große und kleine ♂♂.

daß zur Zeit der Eibildung die Entodermzellen „are gorged with food and protoplasmic granules“. Bei WHITNEY (p. 537) bildeten bei der zwittrigen *Chlorohydra*, nach reichlicher Knospung, die kleinen Polypen nur Hoden, die großen dagegen Hoden und Eier.

Von besonderer Wichtigkeit wäre die Feststellung, ob bei den Hydren die männlichen Geschlechtsprodukte nur schneller gebildet werden als die Eier und sich so das gewöhnlich zeitigere Auftreten der Hoden erklärt, oder ob obendrein bei gleichen Bedingungen die Weibchen erst noch Reservematerial speichern müssen und infolgedessen später mit der Eibildung beginnen. Andererseits könnte man daran denken, daß bei gonochoristischen Arten die ♀♀ stärker knospen als die ♂♂, sich dadurch stärker erschöpfen und infolgedessen auch eine längere Erholungspause nötig haben. Der Zeitunterschied im ersten Auftreten von Hoden und Eiern ist oft beträchtlich, wenn auch gewöhnlich nicht so groß wie in dem von MARSHALL (p. 669) bei der hermaphroditen *Ch. viridissima* beobachteten Fall, wo Hoden mit reifem Sperma Anfang Mai, die ersten Eier aber Ende September auftraten!

Wie ich schon früher hervorhob (P. SCHULZE p. 83) halte ich Zwitterigkeit oder Gonochorismus für Artcharaktere, die durch äußere Faktoren nicht geändert werden können, ebensowenig glaube ich an die Möglichkeit der Umkehrung des Geschlechtes bei getrenntgeschlechtlichen Arten und deren Knospen.

Von verschiedenen Forschern sind Geschlechtsorgane auch an Knospen beobachtet worden, und zwar in der Regel Hoden, sehr selten Eier (z. B. HADŽI a p. 46, Fig. 7). NUSSBAUM (c p. 628) dürfte Recht haben, wenn er sagt, daß diese Hoden sowohl an der Knospe entstehen als auch auf sie überwandern können. Wie sind diese Tatsachen dann aber mit den Angaben über die Entstehung der Knospen und andererseits mit den oben vermuteten Ursachen der Geschlechtszellenbildung in Einklang zu bringen?

Der erste Fall ist wohl so zu erklären, daß J-Zellen, welche gerade mit der Differenzierung zu Geschlechtszellen begonnen hatten, mit in den Knospungsherd einwandern, was bei den weiblichen infolge ihrer Größe relativ selten geschehen könnte.

In dem zweiten Falle würde es sich um Beobachtungen handeln, wie sie NUSSBAUM (c p. 555) schildert: „An dem männlichen Polypen saßen neun Hoden und die inzwischen gereifte Knospe. Es entwickelt sich ihr gegenüber eine junge Knospe, die einen reifen Hoden mit sich in die Höhe, also in ihrem Ektoderm, mitnimmt. Da die Knospe noch erst eine stecknadelknopfgröße Ausstülpung ohne Tentakel darstellt und der mitgenommene Hoden wirklich reif ist,

so kann von einer Entwicklung des Hodens an der Knospe keine Rede sein. Es ist eben eine Stelle der Leibeswand des alten Polypen in die Knospe einbezogen worden, wo sich am alten Tier vor Entstehung der Knospe ein Hode entwickelt hatte.“

Noch deutlicher zeigt den gelegentlichen Übergang eines Hodenbläschen von der Mutter auf die Knospe eine andere Beobachtung von ihm (b p. 651). „Am 7. Mai sitzt an der Knospe ein großer Hode, der am Tage zuvor an ihrer Basis sich befand, so daß jetzt nur noch 6 Hoden an dem ursprünglich nicht knospenden und zuvor mit 7 Hoden besetzten großen Polypen zurückgeblieben sind.“ Beobachtungen wie die angeführten NUSSBAUM'schen könnten, wie gesagt, leicht gegen die TANNREUTHER-HADŽI'sche Ansicht von der Knospentstehung ins Feld geführt werden. Ich glaube aber mit Unrecht. Bei einer von NUSSBAUM abgebildeten *Hydra* (s. Fig. 6)

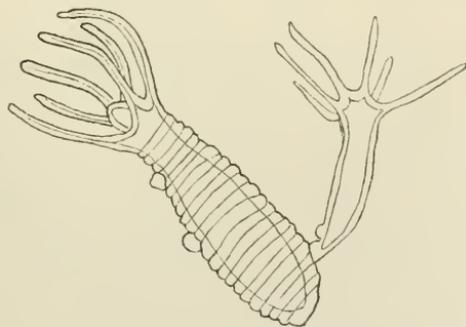


Fig. 6. *Hydra* sp. (n. NUSSBAUM b, Taf. 12, Fig. 2) Übergang eines Hodenbläschens auf die Knospe.

mit Hoden und Knospe (wohl *H. attenuata*) ist der auffallend tiefe Sitz des Hodenbläschens an der Knospe bemerkenswert. Bei seiner Annahme ist nicht recht verständlich, warum der mit dem Ektoderm der Mutter auf die Knospe übergegangene Hode nicht höher an dieser zu liegen gekommen ist. Es scheint sich vielmehr auch dieser Fall mit den HADŽI'schen Feststellungen vereinigen zu lassen. „Wir können an einer bereits fortgeschrittenen Knospe drei Zonen (an der Knospe quer gedacht) unterscheiden, was die Anordnung der Mutter- und Knospenzellen in den beiden Epithelien anbelangt. In der ersten schmalen Zone unmittelbar am Übergang von der Knospe zum Muttertier, werden noch viele alte, vom Muttertier herrührende Muskel- und Nährmuskelzellen vorhanden sein, zwischen denselben einige neue aus den indifferenten Zellen entstandene. In der zweiten Zone werden die jungen Epithelzellen vorherrschen. In der dritten

finden wir nur neugebildete Epithelzellen“ (p. 8). Es ist nun leicht denkbar, daß ein dicht oberhalb der Grenze des Knospungsherdes gelegener Hode in die erste von HADŽI erwähnte Zone mit einbezogen worden ist, und bei der Ablösung der Knospe die Trennungslinie aus irgend welchem Grunde nicht oberhalb, sondern dicht unter ihm hindurchging. Daß es sich hier nicht um eine normale Hodenbildung an den Knospen handelt, scheint mir daraus hervorzugehen, daß selbst bei getrennt geschlechtlichen Arten in günstigsten Fällen nur 2—3 Hodenbläschen gebildet werden (MRÁZEK p. 395). Noch eine andere Tatsache spricht dafür. Zerschneidet man Polypen mit Geschlechtsorganen, so werden diese bei der Regeneration absorbiert, „überall wurde das Muttertier wieder hergestellt auf Kosten der nachfolgenden Generation, wenn die Differenzierung nicht schon zu weit fortgeschritten war. Das Umgekehrte tritt dagegen ein bei *Hydra* mit Knospen und Knospenanlagen. Hier ist es immer die Knospe, die bevorzugt wird, auch wenn es sich um ganz junge Anlagen handelt“ (GOETSCH p. 468). Die Knospe bildet normalerweise keine Geschlechtsorgane, also muß die Mutter erhalten bleiben, die die Fähigkeit dazu hat. Für die ungeschlechtliche Fortpflanzung ist dagegen die mit frischem Zellmaterial ausgerüstete Knospe die wertvollere!

Man weiß seit langem, daß nach einer Geschlechtsperiode die Polypen nicht abzusterben brauchen, sondern daß sie in eine neue Periode ungeschlechtlicher Fortpflanzung, zunächst unter Bildung sogenannter „Zusatzknospen“, eintreten können. Das heterotypische Wachstum hält nämlich auch bei anscheinend gleichbleibenden äußeren Bedingungen nur relativ kurze Zeit an und erstreckt sich nicht auf so lange Zeiträume wie das gesteigerte homotypische bei Knospungsperioden; wie oben erwähnt wurde, sah KRAPPENBAUER schon 3 Tage nach der Hodenbildung das Auftreten einer Knospe. Einige Polypen können unter Umständen 3 bis 4 mal einen solchen Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung durchmachen, allerdings wohl in der Hauptsache ♂♂, unbefruchtete ♀♀ oder Zwitter mit sehr geringer Eizahl. Bei Tieren, die mehrere reife Eier abgelegt haben, dürften wohl nur in den seltensten Fällen überhaupt Zusatzknospen entstehen, infolge der eingetretenen Erschöpfung. Die Erscheinung der Zusatzknospen ist besonders von *Pelmatohydra oligactis* ♂♂ und ♀♀ (KRAPPENBAUER, HERTWIG) und von *H. attenuata* ♀♀, deren Eier nicht befruchtet wurden (P. SCHULZE), bekannt geworden.

Es zeigte sich hier ein kennzeichnender Unterschied in der Lage der „Zusatzknospen“. In ersterem Falle entstehen sie zwischen den schwindenden Hoden (Fig. 7) oder oberhalb der Eier, da wo

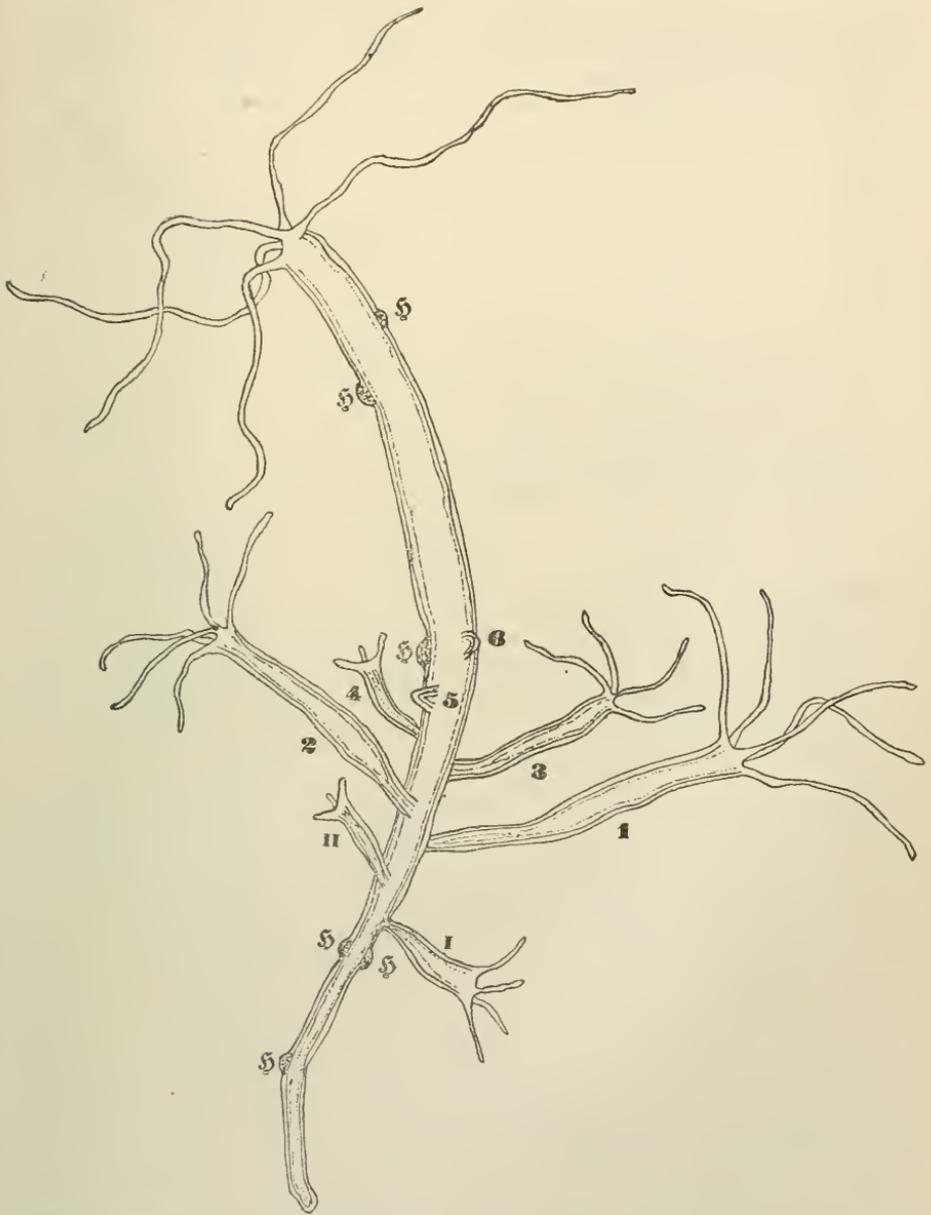


Fig. 7. *Pelmatohydra oligactis* PALLAS (n. KRAPPENBAUER aus P. SCHULZE Fig. 71). Beim Abflauen der Geschlechtsperiode tritt zwischen den schwindenden Hoden (H) eine Knospenspirale mit auffallend hohem Anfangspunkt auf (1, 2, 3, 4, 5, 6), darunter von der normalen Stelle ausgehend eine zweite (I, II).

das nächste Ei aufgetreten wäre, also an Stellen, wo noch unverbrauchte J-Zellen vorhanden sind, im zweiten unter den schwindenden Eiern (Fig. 8). Der letzte Umstand ist sehr erklärlich, wenn man daran denkt, daß bei den *attenuata* ♀♀ das ganze Ektoderm mit Ausnahme des unmittelbar unter der Mundscheibe gelegenen und des aboralen Teiles so stark wie die ganze normale Körperbreite anschwillt (Fig. 9), um die Eier mit ihrem Nährmaterial und den großen Sockeln zu bilden (Fig. 10). Am oralen Ende entstehen keine Knospen, da das dortige J-Zellenmaterial wohl für die Erneuerung der Schleimzellen am Mundeingang

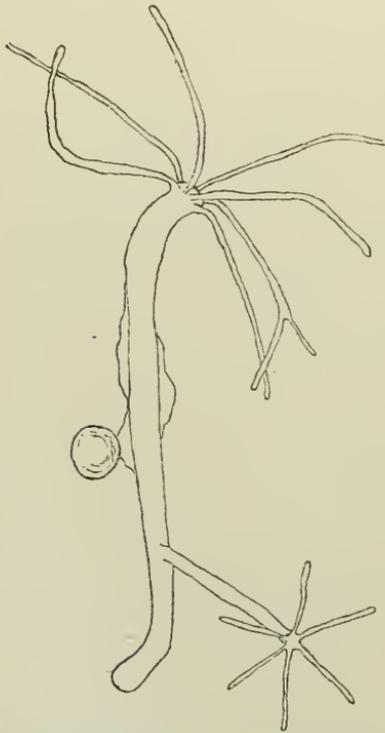


Fig. 8. *Hydra attenuata* PALLAS ♀ (n. P. SCHULZE Fig. 41). Zusatzknospe unter den schwindenden Eiern.

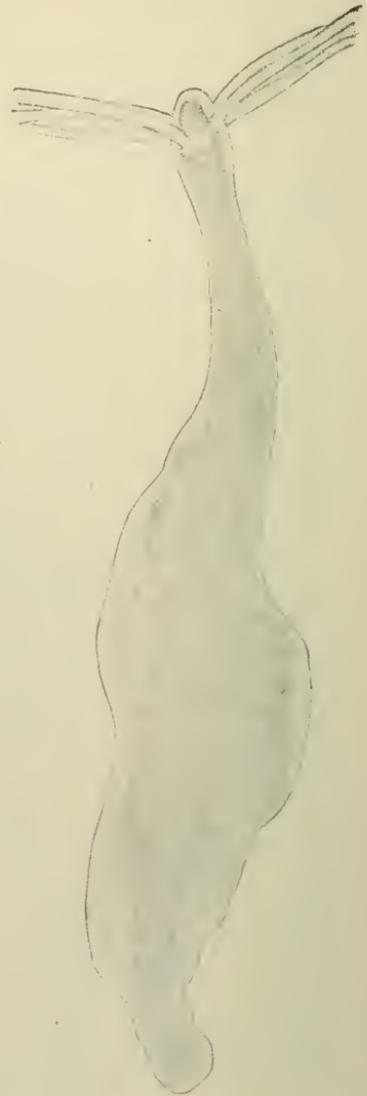


Fig. 9. *Hydra attenuata* PALLAS ♀ (n. P. SCHULZE Fig. 39). Beginn der Eibildung. Außerordentlich stark verdicktes Ektoderm.

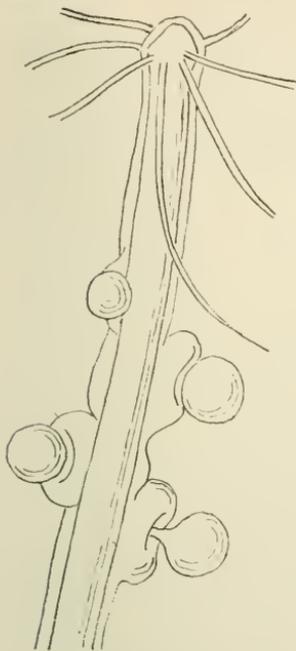


Fig. 10.  
*Hydra attenuata* PALLAS ♀  
(n. P. SCHULZE Fig. 40). Eier  
mit großen Sockeln.

und den Ersatz der Tentakelzellen gebraucht wird, überdies die Knospe die Mutter bei der Nahrungsaufnahme hindern würde, also bleibt als einzige Stelle mit unverbrauchtem <sup>9)</sup>Zellmaterial das untere Ende übrig und hier tritt auch die Zusatzknospe auf. NUSSBAUM (a p. 281, s. Fig. 11) beobachtete das Auftreten einer solchen Knospe bei der zwittrigen *Chlorohydra viridissima* PALLAS und bildet das Tier ab. Es sind nicht weniger als 7 Hoden vorhanden, dicht darunter das für die Art typische eine Ei, unter diesem wiederum sitzt die Zusatzknospe. Wahrscheinlich werden bei hermaphroditen Spezies die Zusatzknospen sowohl zwischen als auch

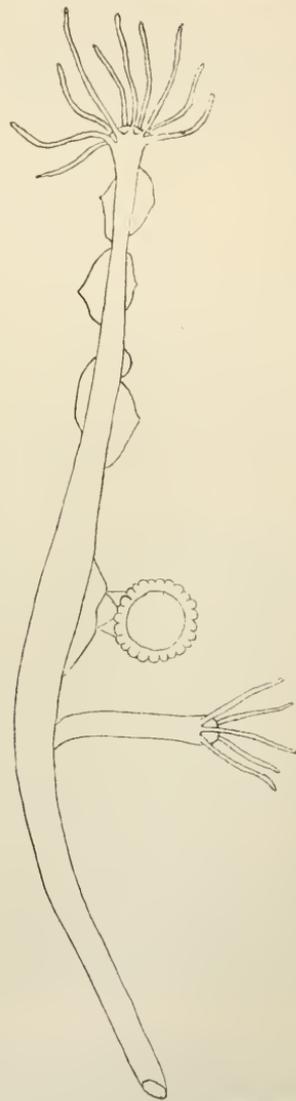


Fig. 11. *Chlorohydra viridissima* PALLAS (n. NUSSBAUM a, Taf. 16, Fig. 67). Tier mit Hoden, Ei und Zusatzknospe.

<sup>9)</sup> Natürlich braucht auch an den übrigen Stellen der Verbrauch der J-Zellen kein absoluter zu sein.

unter den Geschlechtsorganen auftreten; je nachdem, ob zwischen Hoden und Eiern (infolge geringer Zahl der ersteren) eine Strecke unberührten Ektoderms vorhanden ist oder nicht (s. auch Fig. 12).

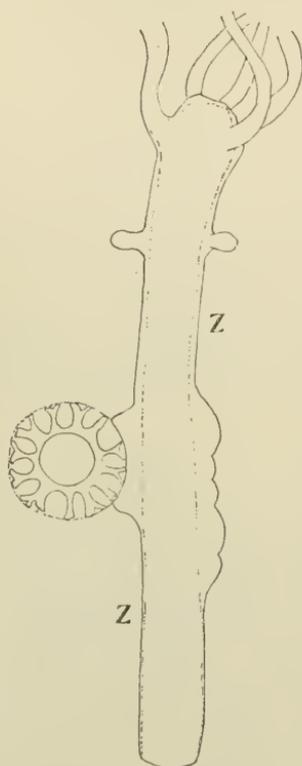


Fig. 12. *Hydra vulgaris* PALLAS. Tier mit Hoden und Ei. Bei Z die Stellen, an denen Zusatzknospen zu erwarten sind.

Ich möchte demnach jetzt nicht mehr die Lage der Zusatzknospen (ob zwischen und oberhalb, oder unterhalb der Geschlechtsorgane) als Gattungsmerkmal, zwischen *Hydra* und *Pelmatohydra* betrachten, wie ich es früher andeutete (P. SCHULZE p. 45). Wie aus der beigegebenen Abbildung 7 nach KRAPPENBAUER hervorgeht, können bei *Pelmatohydra oligactis* zwischen den schwindenden Hoden nacheinander mehrere Knospenspiralen auftreten, offenbar je nachdem wieder J-Zellen regeneriert sind. Es scheint mir sehr bemerkenswert, daß die erste Knospungsreihe höher als gewöhnlich einsetzt, und erst später die zweite an der normalen Stelle beginnt, an der Grenze zwischen Stiel und Körper, die, wie oben angeführt wurde, in dieser Hinsicht ungünstiger gestellt ist wegen des Ausfalles des Stielteiles für die Ernährung.

Die J-Zellen und die „Depressionen“.

Wir sahen wie die Hydren in den J-Zellen ein Material besitzen, welches ihnen ermöglicht, etwaige Mängel, die sich aus ihrer einfachen Organisation ergeben könnten, in vollkommener Weise auszugleichen. Nur in einem Falle versagen selbst die J-Zellen, bei den sogenannten Depressionserscheinungen, die durch Erschöpfung, Hunger, jähen Temperaturwechsel, Entziehung des Sauerstoffes, massenhaften Befall mit dem Infusor *Kerona* usw. ausgelöst werden. Zunächst degenerieren die Tentakel, dann der Körper des Tieres, bis zuletzt ein *Planula*-ähnliches Gebilde übrig bleibt, das bald zugrunde geht. Mit diesen äußeren Erscheinungen gehen schwerwiegende Störungen im Entoderm (SCHULTZ, BERNINGER), beim *Kerona*-Befall auch im Ektoderm (P. SCHULZE) vor sich, die anscheinend schon in den Anfangsstadien der „Depression“ die Wirksamkeit der J-Zellen vollständig lahm legen. So beobachtete

Mc GILL (p. 84) beim Verbringen von „im Sommer“ gesammelten Hydren in eine Temperatur von 4—6° C für 6 Tage schwere Schädigungen der Zellkerne, und zwar besonders in denen der J-Zellen. Nur die durch vorübergehende Desoxydierung des Wassers hervorgerufenen Reduktionen zu *Planula*-ähnlichen Stadien scheinen oft nur vorübergehender Natur zu sein und nach einiger Zeit wieder einer progressiven Entwicklung Platz zu machen. (DRZEWINA u. BOHN a p. 430, c p. 512); in einigen Fällen, wo äußere Veränderungen nicht sichtbar waren, fand hier sogar ein Anreiz zu überzähligen Bildungen (z. B. einer zweiten Tentakelkrone unter der ersten) statt (a p. 431). Die Beeinflussung, welche die J-Zellen durch diese Experimente erleiden, scheinen also nur in einer vorübergehenden Lähmung zu bestehen. Dafür spricht auch die Tatsache, daß bei Kälte, wo alle Lebensfunktionen sowie so herabgesetzt sind, die Entziehung des Sauerstoffes fast nie einen morphogenen Einfluß hat (b p. 432, d p. 513).

Das gelegentliche Auftreten von Depressionen kurz vor und während einer Geschlechtsperiode (vgl. z. B. KRAPPENBAUER p. 33) dürfte folgende Ursachen haben: Entweder hielt eine reichliche Knospung bedingende, gute Ernährung zu lange in gleichmäßiger Weise an und die Geschlechtszellenbildung setzte gerade noch vor der völligen Erschöpfung der Tiere durch das andauernde homotypische Wachstum ein oder aber nachdem es einmal ausgeschaltet war, lagen aus irgendeinem Grunde für das heterotypische so günstige Bedingungen vor, daß eine ungewöhnlich starke Entwicklung der Geschlechtsorgane einsetzte (wie z. B. bei der oben erwähnten, von KRAPPENBAUER beobachteten maßlosen Hodenbildung), so daß hierbei die J-Zellen (und mittelbar das sie versorgende Entoderm) infolge zu starker Inanspruchnahme nicht mehr imstande waren, die Erneuerung der übrigen Körperzellen vorzunehmen. Ich sah z. B. solche Depressionen bei *H. attenuata* bei ungewöhnlich starker Entwicklung der Ovarien.

### Die J-Zellen bei experimentellen Eingriffen.

Es ist zu erwarten, daß wir die Vielseitigkeit der J-Zellen auch bei den Reaktionen der Polypen auf experimentelle Eingriffe wiederfinden werden. Die beiden Hauptbedingungen für eine Regeneration: teilungsfähige Zellen und ein die Erneuerungsvorgänge leitendes Nervenzentrum sind bei *Hydra* fast an jedem Körperabschnitt gegeben. Ein lokalisiertes Nervensystem ist nicht vorhanden, nur ein diffus verteiltes Nervennetz breitet sich über

den Körper aus, so daß beim Zerschneiden kein Teil vor dem anderen bevorzugt wird; und als Bausteine für das Regenerat ist das denkbar beste Material in Mengen vorhanden, die ganz undifferenzierten, wandlungsfähigen J-Zellen. Nur an 2 Stellen vermissen wir sie, an den Armen und fast völlig am Stiel der Pelmatohyden, infolgedessen regenerieren die Arme gar nicht, wenn sich nicht etwa in ihnen abnorme J-Zellenkomplexe finden, was gelegentlich vorzukommen scheint, der Stiel nur ausnahmsweise.

Das Fehlen der J-Zellen in den Tentakeln wurde schon von NUSSBAUM (a p. 332) als Ursache der Regenerationsunfähigkeit angesehen; ISCHIKAWA (p. 453) dagegen macht hierfür die starke Spezialisierung der Tentakelzellen verantwortlich. Die Bedeutungslosigkeit der J-Zellen für die Regeneration, besonders des Entoderms, will er, und WEISMANN (p. 637) pflichtet ihm darin bei, durch folgendes Experiment bewiesen haben. Bei der Länge nach aufgespaltenen Teilstücken von *Hydra* wurde das Entoderm durch Essigsäuredämpfe zerstört, während Ektoderm und J-Zellen zunächst noch weiterlebten, dann aber abstarben, ohne das Entoderm zu regenerieren. Wurde nur ein Teil des Entoderms zerstört, so setzte Regeneration ein. Es ist verwunderlich, daß man auf so rohe Versuche so großes Gewicht legen konnte; sie scheinen mir aber obendrein durchaus gegen die Ansichten WEISMANN'S und seines Schülers und für NUSSBAUM zu sprechen. ISCHIKAWA sagt nämlich p. 453, daß er nach der Operation Teilstücke histologisch untersucht hat, um festzustellen, ob die J-Zellen abgetötet waren oder nicht. „Bei dieser Untersuchung hat sich nun gezeigt, daß diejenigen Thiere, welche ich gleich nach der Operation getötet hatte, keine oder wenige Theilungsfiguren in den Intermedialzellen zeigten, während diejenigen, welche nach einigen Stunden getötet wurden, sehr viele aufwiesen“ (von mir gesperrt P. SCH.). Die J-Zellen hatten also versucht, ihre Aufgabe zu erfüllen; sie scheiterte wohl hauptsächlich daran, daß das zu ihrer Ernährung nötige Entoderm bzw. dessen Speichermaterial fehlte! Vor allem wird aber die Abhängigkeit der Regeneration von den J-Zellen dadurch gezeigt, daß Tentakel mit einem Stück (J-Zellen enthaltender) Mundscheibe prompt regenerieren. Wie günstig bei den Hyden die Regenerationsverhältnisse liegen, geht daraus hervor, daß eine aus einem Tier herausgeschnittene Kugel von  $\frac{1}{5}$  mm, etwa dem 100. Teil einer *Hydra*, noch imstande ist, einen vollständigen Polypen zu bilden. Bei den aus jugendlicherem Gewebe bestehenden Knospen beträgt der Minimaldurchmesser des regenerierenden Stückes sogar nur  $\frac{1}{10}$  mm (PEEBLES p. 797 u. 802). Leider liegen außer einer wenig eingehenden Mitteilung von ROWLEY

keine genaueren Angaben über das Verhalten der J-Zellen bei Regenerationen, Transplantationen, Pfropfungen usw. vor. Nur HADŽI (c, Taf. II, Fig. 1) gibt gelegentlich die Abbildung eines Regenerates, welches die Wirksamkeit der J-Zellen zeigt. „Eins ist aber sicher, daß die indifferenten Zellen bei jeder Regeneration stark, wenn nicht ausschließlich beteiligt sind“ (HADŽI c p. 13). Ganz übereinstimmend mit dem früher Ausgeführten ist die Regenerationsfähigkeit bei *Pelmatohydra* geringer als bei *Hydra* (KOELITZ p. 234) und innerhalb der Gattung *Pelmatohydra* ist *braueri* wieder besser gestellt als *oligactis*. Bei der Regeneration der Tentakel werden im Gegensatz zu *Hydra* bei *Pelmatohydra* wie bei der normalen Knospe nur 2 gleichzeitig angelegt (KOELITZ p. 232), bei geringem J-Zellenmaterial können aber auch bei *Hydra* die Arme nacheinander auftreten, „je kleiner die Leibespartikelchen waren, aus denen sich der Polyp regenerierte, desto auffälliger das sukzessive Erscheinen der neuen Arme“ (NUSSBAUM a p. 271).

Ich glaube im vorhergehenden gezeigt zu haben, welche überragende Bedeutung die interstitiellen Zellen für den Ablauf der Lebensvorgänge bei *Hydra* besitzen und wie bei eingehender Berücksichtigung dieser Elemente für unsere Erklärungsversuche neues Licht fällt auf bisher dunkle Zusammenhänge; zugleich lehren aber auch die besprochenen Verhältnisse aufs neue, daß die Süßwasserpolyphen nicht primitive, sondern hochspezialisierte Organismen sind.

#### Literaturverzeichnis.

- ANONYMUS: Two letters from a Gentleman in the Country relating to Mr. Leeuwenhoek's Letter in Transaction Nr. 283 p. 1494. Philos. Transact. 23, Nr. 288, 1703.
- BERNINGER, J.: Über Einwirkung des Hungers auf *Hydra*. Zoolog. Anz. 36, 1910.
- BRAEM, F.: a) Die Knospung der Margeliden, ein Bindeglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Biolog. Zentralblatt 29, 1908.  
b) Die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vorläufer der geschlechtlichen ibidem 30, 1910.  
c) Die Knospung von *Eleutheria* und den Margeliden. ibidem 32, 1912.
- BRAUER, A.: Über die Entwicklung von *Hydra*. Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie 52, 1891.
- CHEWYREUV, I.: Le rôle des femelles dans la détermination du sexe de leur descendance dans la groupe des Ichneumonides. C. R. Hebd. des Séances et Mémoires de la Soc. de Biologie 1913.
- DRZEWINA, A., et BOHN, G.  
a) Phénomènes de réduction et d'activation chez les hydres, à la suite de variations de la teneur de l'eau en oxygène. C. R. des Séances de la Soc. de Biologie 1916.  
b) Atténuation des effets nuisibles de l'asphyxie sur les hydres avec la durée du traitement. l. c.

- c) Production expérimentale d'hydres doubles. l. c.  
d) Intervention de la température dans les expériences sur les hydres. l. c.
- DEEGENER, P.: a) Lebensweise und Organisation. Leipzig 1912.  
b) Versuch zu einem System der Monogonie im Tierreich. *Zeitschr. f. wissensch. Zoologie* 113, 1915.
- EWALD, A.: Über den Bau, die Entladung und die Entwicklung der Nesselkapseln von *Hydra* und *Porpita mediterranea*. Verl. Naturh.-med. Verein Heidelberg 13, 1915.
- FRISCHCHOLZ, E.: a) Zur Biologie von *Hydra*. *Biolog. Zentralblatt* 29, 1909.  
b) Biologie und Systematik im Genus *Hydra*. *Zoolog. Annalen* 3, 1910.
- GOETSCH, W.: Beobachtungen und Versuche an *Hydra*. *Biologisches Zentralblatt* 37, 1917.
- HAACKE, W.: Zur Blastologie der Gattung *Hydra*. *Jenaische Zeitschr. für Naturw.* 14, 1880.
- HADŽI, J.: a) Vorversuche zur Biologie von *Hydra*. *Arch. f. Entwicklungsmech.* 22, 1906.  
b) Über die Nesselzellwanderung bei den Hydroidpolypen. *Arbeiten Zoolog. Inst. Wien* 17, 1909.  
c) Die Entstehung der Knospe bei *Hydra*. *Ibidem* 18, 1910.
- HASE, A.: Über die deutschen Süßwasserpolyphen *Hydra fusca* L., *Hydra grisea* L. und *Hydra viridis* L. Eine biologische Vorarbeit, zugleich ein Beitrag zur Vererbungslehre. *Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol.* 4, 1909.
- HERTWIG, R.: Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von *Hydra fusca*. *Biolog. Zentralblatt* 26, 1906.
- JAKOBSON, A.: Die Nesselzellen. *Arch. f. Naturgesch.* 78 A, 1912.
- ISCHIKAWA, C.: TREMBLEY's Umkehrungsversuche an *Hydra* nach neuen Versuchen erklärt. *Zeitschr. f. wissensch. Zoologie* 49, 1890.
- JUNG, H.: Beobachtungen über die Entwicklung des Tentakelkranzes von *Hydra*. *Morphol. Jahrb.* 8, 1883.
- KLEINENBERG, N.: *Hydra*. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.
- KOELITZ, W.: Morphologische und experimentelle Untersuchungen an *Hydra*. *Arch. f. Entwicklungsmech.* 31, 1910.
- KORSCHULT, E.: Zum Wesen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. *Zeitschr. f. wissensch. Zoologie* 117, 1917.
- KRAPFENBAUER, A.: Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von *Hydra*. Dissertation, Phil. Fak. Univ. München 1908.
- LEEUWENHOEK, A. van: Part of a Letter from Mr. L. concerning green Weeds growing in water and some Animalcula found about them. *Philos. Transact.* 23, Nr. 283, 1703.
- MAC GILL, C.: The effect of low temperature on *Hydra*. *Biol. Bull. Woods Hole* 14, 1908.
- MARSHALL, W.: Über einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolyphen und über eine neue Form von *Hydra viridis*. *Zeitschr. f. wissensch. Zoologie* 37, 1882.
- MRAZEK, A.: Einige Bemerkungen über die Knospung und die ungeschlechtliche Fortpflanzung bei *Hydra*. *Biolog. Zentralblatt* 27, 1907.
- NUSSBAUM, M.: a) Über die Teilbarkeit der lebenden Materie I. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus *Hydra*. *Arch. f. mikrop. Anat.* 29, 1887.  
b) Zur Knospung und Hodenbildung bei *Hydra*. *Biol. Zentralblatt* 27, 1907.  
c) Über Geschlechtsbildung bei Polypen. *Arch. für die gesamte Physiologie* 130, 1909.

- PEEBLES, Fl.: Experimental studies on *Hydra*. Arch. f. Entwicklungsmech. 5, 1897.
- ROWLEY, H. Th.: Histological changes in *Hydra viridis* during regeneration. American Naturalist 36, 1902.
- SCHULTZ, E.: Über Reduktionen II. Über Hungererscheinungen bei *Hydra fusca* L. Arch. f. Entwicklungsmech. 21, 1906.
- SCHULZE, P.: Neue Beiträge zu einer Monographie der Gattung *Hydra*. Arch. f. Biontologie 4, Heft 2 1917.
- Hier auch ein ausführliches Literaturverzeichnis.
- STANDFUSS, M.: Handbuch der palaearktischen Großschmetterlinge. Jena 1896.
- STECHE, O.: *Hydra* und die Hydroiden. Leipzig 1911.
- TANNREUTHER, G. W.; a) The development of *Hydra*. Biol. Bull. Woods Hole 14, 1907/08.
- b) Observations an the germ cells of *Hydra*. Ibidem 16, 1908/09.
- c) Budding in *Hydra*. Ibidem 16, 1908/09.
- TOPPE, O.: Untersuchungen über Bau und Funktion der Nesselzellen der Cnidarier. Teil 1. Zool. Jahrb. Anat. 29, 1910.
- WEISMANN, A.: Bemerkungen zu ISCHIKAWA's Umkehrungsversuchen an *Hydra*. Arch. f. mikrosk. Anat. 36, 1890.
- WHITNEY, D. D.: The influence of external factors in causing the development of sexual organs in *Hydra viridis*. Arch. f. Entwicklungsmech. 24, 1907.

---

Zweite wissenschaftliche Sitzung am 16. Juli 1918.

- P. MATSCHIE:** Über *Anthropopithecus fuscus* und andere in älterer Zeit beschriebene Schimpansen.
- G. VENZMER:** Herpetologisches aus dem cilicischen Taurus.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [1918](#)

Autor(en)/Author(s): Schulze Paul

Artikel/Article: [Die Bedeutung der interstitiellen Zellen für die Lebensvorgänge bei Hydra. 252-277](#)