Der gegenwärtige Stand unseres Wissens vom Süßwasserpolyphen (Hydra).

Von

Dr. O. Steche (Leipzig).

Literaturverzeichnis.

Die Arbeiten sind nach ihren hauptsächlichen Untersuchungsrichtungen gruppiert und in den einzelnen Abteilungen chronologisch geordnet.

I. Systematik und Verbreitung.

1860. **Lewes**, New British species of Hydra. Ann. Mag. nat. Hist. Vol. V.
1874. **Forel et Duplessis**, Esquisse générale de la faune profonde du Lac Léman. Bull. soc. Vaud. Sc. nat. Lausanne.
1879. **Asper**, Hydra der Limmat. Vierteljahrschr. naturf. Gesellschaft. Zürich. 24. Jahrg.
1879. **Fries**, Mitteilungen aus dem Gebiet der Dunkelfauna. Zoolog. Anz. Bd. II.
1879. **Haacke**, Zur Speziesunterscheidung in der Gattung Hydra. Zoolog. Anz. Bd. II.
1880. **Asper**, Beiträge zur Kenntniss der Tiefseefauna in den Schweizer Seen. Zoolog. Anz. Bd. III.
1888. **Imhof**, Studien über die Fauna hochalpiner Seen etc. Jahresbericht d. naturforsch. Gesellschaft Graubünden. 30. Jahrg.
1902. **Zschokke**, Die Tierwelt der Hochgebirgsseen. Neue Denkschr. d. allg. schweiz. Gesellschaft d. ges. Naturw. Bd. XXXVII.
1905. **Hartlaub**, Die Hydroiden der magalhaensischen Region und chilenischen Küste. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Syst. Suppl. VI. (Dr. L. Plate, Fauna Chilensis.) Hierin Angaben über außereuropäische Verbreitung von Hydra.
1908. **Weltner**, Zur Unterscheidung der deutschen Hydren. Arch. f. Naturgeschichte. 73.

II. Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

1842. **Flourens**, Bericht über vier Abhandlungen des Herrn Laurent über die drei Arten von Reproduktionskörpern der Hydra grisea vulgaris. Frorieps Neue Notizen. 24. Jahrg.
1848. **v. Siebold**, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Berlin.

1853. **Ecker**, Entwicklung des grünen Armpolypen. Rektoratsprogramm Freiburg i. B.
1854. **Leydig**, Einige Bemerkungen über den Bau der Hydren. Müllers Archiv.
1854. **Schultze, M.**, Beobachtung der Samentierchen und Eibildung etc. von Hydra. In Steenstrups Untersuchungen über das Vorkommen des Hermaphroditismus in der Natur.
1872. **Kleinenberg**, Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig.
1876. **Korotneff**, Histologie de l'Hydre et de la Lucernaire. Arch. zool. exp. et gén. Tom. V.
1878. **Korotneff**, Sur le développement de l'œuf de la Hydre. Compt. rend.
1880. **Mereschkowsky**, On the mode of development of the tentacles in the genus Hydra. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. XXV.
1880. **Haacke**, Zur Blastologie des Genus Hydra. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. Bd. XIV.
1880. **Kerschner**, Entwicklungsgeschichte von Hydra. Zool. Anz. Bd. III.
1880. **Parker**, On the histology of Hydra fusca. Quart. Journ. micr. sc. new. Ser. Vol. XX.
1883. **Jickeli**, Der Bau der Hydroidpolypen. Morph. Jahrb. Bd. VIII.
1883. **Jung**, Beobachtungen über die Entwicklung des Tentakelkranzes von Hydra. Morph. Jahrb. Bd. VIII.
1883. **Korotneff**, Zur Kenntniss der Embryologie der Gattung Hydra. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XXXVIII.
1888. **Greenwood**, On digestion in Hydra, with some observations on the structure of the entoderm. Journ. of Physiol.
1890. **Schneider, K. C.**, Histologie von Hydra fusca mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydroiden. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXV.
1890. **Zoja**, Alcune ricerche morfologiche e fisiologiche sull'Hydra. Bollet. scient. Tom. XII.
1891. **Brauer**, Entwicklung von Hydra. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. LII.
1892. **Lang, Alb.**, Über die Knospung bei Hydra und einigen Hydroidpolypen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. LIV.
1898. **Andrews**, Some ectosarcial Phaenomena in the egg of Hydra. John Hopkins Univ. Circ. Vol. XVIII.

III. Biologie.

1743. **Baker, H.**, An attempt towards the natural history of the polype etc. London.
1744. **Trembley**, Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre des polypes etc. Leyden.
1754. **Schäffer**, Die Armpolypen der süßen Wasser um Regensburg.
1755. **Schäffer**, Die grünen Armpolypen etc. Regensburg.
1755. **Roesel v. Rosenhof**, Historie der Polypen und anderen kleinen Wasserinsekten. Insektenbelustigungen. 3. Bd. II.
1766. **Pallas**, Elenchus Zoophytorum. Hagae comitum.

1778. **Wagler u. Goeze**, Neueste Mannigfaltigkeiten Jahrg. 1. Berlin. (Enthält Zusammenst. d. älteren Literatur.)
1844. **Laurent**, Zoophytologie in Vaillant: Voyage autour du monde sur la Bonite. Nouvelles recherches sur l'Hydre. Paris.
1850. **Hancock**, Notes on a species of Hydra. Ann. Mag. Nat. Hist. Bd. LII.
1880. **Hartog**, On the mode in which Hydra swallows its prey. Quart. Journ. micr. sc. N. S. Vol. XX.
1882. **Hamann**, Zur Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei Hydra. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XXXVII.
1885. **Marshall**, Die Entdeckungsgeschichte der Süßwasserpolyphen. Antrittsrede. Leipzig. (Enthält viele Angaben über die älteste Literatur.)
1896. **Clémenceau**, Notes of a Home Naturalist. Science Gossip. N. S. Vol. III.
1898. **Zykoff**, Über die Bewegung der Hydra fusca. Biolog. Zentralblatt. Bd. XVIII.
1906. **Hadži**, Vorversuche zur Biologie von Hydra. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. XXII.
1906. **Schultz**, Über Reduktionserscheinungen. II. Über Hungerscheinungen bei Hydra fusca. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. XXI.

IV. Regeneration, Transplantation, Regulation.

1744. **Trembley**, Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre des polypes d'eau douce etc.
1773. **Lichtenberg**, Einige Versuche mit Polypen. Hannoversches Magazin. 11. Jahrg. Stück 5.
1878. **Engelmann**, Über Trembleys Umkehrungsversuche an Hydra. Zool. Anz. Bd. I.
1882. **Marshall**, Über einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolyphen und über eine neue Form von Hydra viridis. Zeit. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XXXVII.
1887. **Nußbaum, M.**, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie II. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Archiv mikr. Anat. Bd. XXIX.
1890. **Ishikawa**, Trembleys Umkehrungsversuche an Hydra nach neuen Versuchen erklärt. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XLIX.
1890. **Nußbaum, M.**, Die Umstülpung der Polypen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXV.
1890. **Weismann**, Bemerkungen zu Ishikawas Umkehrungsversuchen an Hydra. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI.
1891. **Nußbaum, M.**, Die Mechanik des Trembleyschen Umkehrungsversuches. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVII.
1895. **Wetzel**, Transplantationsversuche mit Hydra. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLV.
1897. **Peebles**, Experimental studies on Hydra. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. V.
1898. **Wetzel**, Transplantationsversuche mit Hydra. Archiv f. mikr. Anat. Bd. LII.
1898. **Peebles**, The effect of Temperature in the Regeneration of Hydra. Zool. Bullet. Boston. Vol. II. p. 125.

1899. **Rand**, Regeneration and Regulation in *Hydra viridis*. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. VIII.
1900. **Rand**, Regulation of Graft-Abnormalities in *Hydra*. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. IX.
1900. **Parke**, Variation and Regulation of Abnormalities in *Hydra*. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. X.
1900. **Peebles**, Experiments in Regeneration and in Grafting of Hydrozoa. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. X.
1901. **Hefferan**, Experiments in Grafting *Hydra*. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. XIII.
1901. **King**, Observations and Experiments on Regeneration in *Hydra viridis*. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. XIII.
1903. **King**, Further studies on Regeneration in *Hydra viridis*. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. XVI.

V. Geschlechtsbestimmung.

1892. **Nußbaum, M.**, Die Geschlechtsentwicklung bei Polypen. Sitzungsbericht d. Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn.
1905. **Downing**, The spermatogenesis of *Hydra*. Zool. Jahrb. Abt. f. Ontog. u. Anat. Bd. XXI.
1906. **Hertwig, R.**, Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von *Hydra fusca*. Biol. Centralbl. Bd. XXVI.
1907. **Whitney**, The influence of external factors in causing the development of sexual organs in *Hydra viridis*. Archiv f. Entwickl.-Mech. Bd. XXIV.

VI. Vererbung.

1907. **Hanel**, Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von *Hydra grisea*. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XLIII.

Keine Tierform hat sich glanzvoller in die Naturerkenntnis eingeführt als die Polypen des süßen Wassers. Die erste Arbeit, deren Gegenstand sie bildeten, verschaffte ihrem Autor Trembley, der sonst nicht hervorgetreten ist, Unsterblichkeit, und man hat geäußert, daß von ihr ab eine neue Epoche in unserer Naturauffassung zu setzen sei. Seitdem sind 1 $\frac{1}{2}$ Jahrhunderte verflossen, eine stattliche Schar von Gelehrten, darunter mancher berühmte Name, haben sich mit den unscheinbaren Wesen beschäftigt. Trotzdem sind noch Lücken genug in unserer Kenntnis von ihren Lebenserscheinungen, vorhanden und die erzielten Resultate sind durchaus nicht eindeutig.

Die alten Probleme, Grundprobleme des Lebens, deren Aufrollung durch die Beobachtungen an *Hydra* die großen Forscher des 18. Jahrhunderts in Aufregung versetzte, stehen jetzt wieder, schärfer gefaßt, lebhafter als je zur Diskussion. Und es scheint, als sollte wieder, wie damals, dies einfache, an der Basis des Metazoenstammes stehende Geschöpf für ihre Beantwortung wichtig werden. Da ist es vielleicht nützlich, einmal zusammenzufassen, was für gesicherte Kenntnisse wir über die Biologie von *Hydra* besitzen und was für Probleme sie uns stellt.

Systematik. Die Speziesbestimmung hat bei den äußerst variablen Tieren große Schwierigkeiten. Als wichtigste Merkmale sind verwendet worden: Farbe, Größenverhältnisse, besonders relative Länge der Tentakel, Beschaffenheit des Fußes, Zahl und Auftreten der Tentakel, Art der Knospung, Geschlechtsverhältnisse, endlich Form und Ablage der Eier.

Zurzeit können wir wohl drei Arten als gesichert annehmen, und zwar:

1. *Hydra viridis* L.

Charakterisiert vor allem durch ihre Symbiose mit Algen (Hamann), denen sie die grüne Farbe verdankt.

Synonym: Polype verd Trembley, grüner Polyp Roesel. *H. viridissima* Pallas.

Kleinste Form (bis 1 cm, var. *Bakeri* Marshall nur 1 bis 1,5 mm lang) 5 bis 10 Tentakel von ca. halber Körperlänge, kein deutlich abgesetzter Fußteil.

2. *H. fusca* L.

Synonym: Polype de la troisième espèce, (Trembley). Brauner Polyp mit langen hörnerförmigen Armen (Roesel), *H. oligactis* (Pallas), *H. Roeselii* (Haacke), *H. vulgaris* (Jickeli), *H. rhaetica* Asper, *H. rubra* Lewes, braun, Intensität nach dem Ernährungszustand schwankend, im Hochgebirge rot, sehr lange und dünne Tentakel, sehr dünner, farbloser Fußteil. Bringt an noch festsitzenden Knospen Enkelknospen hervor. Größte Zahl von Eiern (bis 8).

3. *H. grisea* L.

Synonym: Polype de la seconde espèce, Trembley; orangengelber Polyp mit langen hörnerförmigen Armen (Roesel); *H. vulgaris*, *H. aurantiaca* und *grisea* Leydig; *H. aurantiaca* und *grisea* Kleinenberg; *H. Trembleyi* Haacke; *H. vulgaris* Mereschkowsky?; blaß gelblich bis rötlich, Tentakel etwa von Körperlänge, Leib verjüngt, mit kolbenförmiger Fußscheibe.

4. Den „blassen strohgelben Polypen mit kurzen hörnerförmigen Armen“ Roesels.

Synonym: *H. attenuata* Pallas, hält Nußbaum als eigene Art aufrecht. Er ist aber später nicht wieder beschrieben worden, so daß diese Art anscheinend einzuziehen ist. — *Viridis* ist gut charakterisiert, zeigt auch außer der grünen Farbe histologisch typische Abweichungen, so daß nicht daran zu denken ist, sie für eine mit Algen infizierte *fusca* oder *grisea* zu halten. Dagegen ist die Abgrenzung der beiden anderen Arten wegen der Variabilität der Merkmale sehr schwierig. Die Farbe schwankt sehr; zu *fusca* gehören offenbar auch ganz rote Formen (*H. rubra* Lewes). Sie finden sich vor allem in kalten Gebirgsseen (*H. rhaetica* Asper). R. Hertwig hat „nicht selten dem Ziegelrot sich näherndes Rotbrunn“ in Kältekulturen auftreten sehen. Bedingung für die Farbenänderung ist vielleicht die Wasserkälte, sie scheint auch eine besondere Größe hervorzurufen, da *H. rhaetica* Asper aus den Schweizer Hochseen bis 3 cm lang wird. Wie mir Prof. Woltereck mitteilte, kultiviert er zurzeit in Lunz jedoch auch große, rote Formen, die aus den Seen der phlegäischen Felder bei Neapel stammen, bei denen die Färbung also sicher nicht auf Rechnung der Temperatur zu setzen ist. Ob an der minimalen Größe von *H. viridis* var. *Bakeri* Marshall aus dem salzigen See bei Mansfeld der Salzgehalt des Wassers schuld ist, bleibt ungewiß; Marshall gibt an, sie hätte auch bei Kultur in gewöhnlichem Wasser sich nicht geändert.

Ein gewisser Wert scheint dem Bildungsrythmus der Tentakel an Knospen zuzukommen. Bei *viridis* und *grisea* soll eine größere Anzahl gleichzeitig entstehen, bei *fusca* zuerst zwei, einander gegenüber, die anderen einzeln. Die

beiden ersten Tentakel liegen in einer Ebene, die Muttertier und Knospe gleichzeitig halbiert (Mereschkowsky) oder stehen senkrecht dazu (Haacke, Nußbaum, Hertwig). Wie unsicher auch dies Merkmal ist, zeigen die Tabellen von Jung. Er fand, daß „bei allen drei gut definierbaren Arten sämtliche Tentakel gleichzeitig oder einzeln nach einander erscheinen können.“ Die Reihenfolge ist nicht konstant, scheint aber im allgemeinen charakteristisch zu sein. Als Norm gibt Jung für:

Aus diesen Angaben geht zugleich hervor, daß die Durchschnittszahl der Tentakel bei grisea und fusca 6 ist, bei viridis dagegen 8. Doch trifft man hier ebenfalls große Schwankungen nach plus und minus. Der Vorrat an Bildungsmaterial scheint für die Anzahl der Tentakel, sowie besonders für die Schnelligkeit ihres Auftretens von Bedeutung zu sein. Sicher ist, daß bei Züchtung sich die Anzahl erheblich steigern kann; (bis 18 bei grisea nach Trembley).

Ein guter Artcharakter scheint dann noch Gestalt und Ablage der Eier zu sein (Brauer), ein noch ganz zweifelhafter der Gonochorismus (*H. dioecia* Downing). Näheres unten bei Besprechung der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Verbreitung. Über die Verbreitung des Genus *Hydra* findet sich eine Zusammenstellung bei Hartlaub. Es scheint danach ziemlich kosmopolitisch zu sein; inwieweit es die einzelnen Arten sind, steht allerdings noch nicht fest. Wir kennen *Hydra* aus der Arktis (Grönland), wie Antarktis (Feuerland) und ebenso aus den Tropen (Zansibar). Aus Japan wird *Hydra* gemeldet (Ishikawa), in Nordamerika ist sie weit verbreitet, desgleichen in Europa wohl überall zu finden.

Wie oft bei Formen mit so weitem Verbreitungsgebiet finden sich anscheinend viele Lokalrassen, die zum Teil eigene Namen erhalten haben. Am interessantesten und charakteristischsten ist die Form der Hochgebirgsseen, *H. rubra* Lewes und *H. rhaetica* Asper. Sie gehört zu *H. fusca*, ist aber gekennzeichnet durch beträchtliche Größe (3 cm) und rote Färbung, die mit der Höhe an Intensität zunehmen soll (Zschokke). Dieser Autor führt die Farbe auf die Ernährung mit den leuchtend roten Copepoden der Hochseen zurück, Hertwig hält sie für direkte Temperaturwirkung, da er das Rot in Kältekulturen auftreten sah. Beide Annahmen dürften insofern auf dasselbe hinauskommen, als bei den Copepoden die Rotfärbung allem Anschein nach eine Folge der Kälte ist. Daß die Färbung der Beutetiere einen deutlichen Einfluß auf die der *Hydra* hat, wies bereits Trembley nach. Seiner Angabe nach beruht aber die Färbung dann auf entsprechender Tinktion der Leibeshöhlenflüssigkeit, nicht der Gewebe, d. h. in diesem Falle der Entodermzellen selbst, was allein eine dauernde Färbung bedingen

würde. Ob das Karotin der Copepoden wirklich unzersetzt in das Plasma der Zellen übergeht, ist noch nicht nachgewiesen, mir aber nicht sehr wahrscheinlich. Daß hungernde Hydren blässer wurden, kann nicht zu gunsten Zschokkes angeführt werden, diese Erscheinung tritt immer ein, auch bei sonst farbloser Nahrung.

Diese Hochgebirgsform zeigt auch biologische Abweichungen. Sie lebt nur an der Unterseite von Steinen, nie an Pflanzen, legt sich im Gefäß platt auf den Boden und kriecht egelartig, indem sie die sehr bewegliche Fußscheibe bald da, bald dort ansetzt (Zschokke, Asper).

Ferner werden die Eier schon im Hochsommer gebildet, statt wie bei der fusca der Ebene im Herbst, und das Tier gelangt in ungünstigen Jahren gar nicht zur Entwicklung, sondern übersteht sie in Dauereiern. So fand Zschokke *H. rubra* im Lüner See (Rhaetikon, 1943 m) sehr zahlreich im Sommer 1890 und 1893, sie fehlte dagegen völlig 1891, 1892, 1895 und 1897. In den ersten Jahren war die Eisdecke früh gelöst, dadurch eine bessere Durchwärmung des Wassers ermöglicht. *H. rubra*, die übrigens in vielen Hochgebirgen (Kaukasus, Pyrenäen, Rocky, Mountains, Tatra) ebenfalls vorkommt, ist somit eine morphologisch und biologisch wohlcharakterisierte Lokalrasse. Versuche *Zojas*, sie in der Ebene (Pavia) zu halten, mißglückten. Auf das Vorkommen einer ihr morphologisch ähnlichen Form in warmen Gewässern wurde oben S. 467 hingewiesen.

Eine weitere, durch Kleinheit ausgezeichnete Lokalrasse dürfte *H. viridis* var. *Bakeri* Marshall aus dem Mansfelder See darstellen¹⁾. Bei genauerer Durcharbeitung werden sich vermutlich noch eine ganze Anzahl Varietäten herausstellen, Hydra daher für das Problem der Artbildung vielleicht noch einmal Bedeutung gewinnen.

Eine gegenseitige Ausschließung der einzelnen Arten findet nicht statt, vielmehr konstatieren eine ganze Anzahl von Autoren das gemeinsame Vorkommen mehrerer Arten, speziell auch von fusca und grisea.

Lebensweise. Die Hydren bewohnen stehende wie fließende Gewässer, allerdings nicht starke Strömungen. Klares Wasser ist wichtig. Am besten sucht man sie nach Trembley dort, wo viele Wasserpflanzen wachsen oder vom Winde zusammengetrieben sind. Gegen Größe des Wasserbeckens sind sie ziemlich indifferent, finden sich in kleinen Tümpeln ebenso wie in großen Seen. Im allgemeinen in den oberen Schichten, aber auch in der Tiefe. (Forel und Duplessis im Genfer See bei 300 m). Ebenso können sie bei ziemlich verschiedener Temperatur leben. In Alpenseen und nach Beobachtungen Trembleys überstehen sie Abkühlungen bis nahe an den Gefrierpunkt, sogar kurzes Einfrieren (Trembley, Schäffer). Umgekehrt fand sie v. Daday in warmen Quellen. Nach Zschokke sollen sie aber gegen plötzliche Temperaturschwankungen sehr empfindlich sein, worauf er zum Teil ihr Fehlen in den kleinen Hochgebirgsseen zurückführt, die durch Insolation starke Wärmeschwankungen zeigen können. Gegen diese Empfindlichkeit sprechen aber die neueren Experimente in Wärme- und Kältekulturen.

Fries fand eine helle, kleine Varietät von fusca als Höhlenform in der Hilgershäuser Grotte in Schwaben.

Die Hydren sitzen im Wasser vorwiegend an Pflanzen, aber auch an allen möglichen sonstigen Gegenständen: Baumstämmen, Holzstücken etc., sowie auf

¹⁾ Ob diese Form noch existiert ist fraglich. Zacharias hat sie 1888 nicht wieder gefunden und Ref. in diesem Jahre bisher auch nicht.

bewegten Objekten, Schneckenschalen und Phryganidengehäusen. Außerdem vermögen sie auch an der Wasseroberfläche zu haften, eine Erscheinung, die als letzter Scourfield untersucht hat, ohne meines Erachtens eine befriedigende Lösung zu geben. Voraussetzung ist jedenfalls, daß der Fußteil der Hydra aus dem Wasser herausgeragt hat (daher kann man Hydren experimentell leicht so aufhängen, Trembley). Ob das Hängenbleiben an der Wasseroberfläche aber nun reine Wirkung der Oberflächenspannung ist, oder ob das von der Fußscheibe ausgeschiedene Gallertsekret an der Luft sich in eine unbenetzbare Substanz umwandelt, geht aus Scourfields Ausführungen nicht klar hervor. — Bei seinen Belichtungsexperimenten bemerkte Trembley auch aktives Fortbewegen am Wasserspiegel, gibt aber über den Modus nichts an, nur daß die Polypen (*viridis*) unter Umständen auch an einzelnen Tentakeln hängen könnten. Eine genauere Untersuchung dieses Punktes wäre jedenfalls nicht ohne Interesse.

Im Winter, wenn der Pflanzenwuchs zurückgegangen ist, halten sich die Hydren am Grunde auf. Ihre Bewegungen und überhaupt alle Lebenstätigkeiten sind dann sehr verlangsamt; sie erreichen ihre größte Lebhaftigkeit in den heißen Sommermonaten.

Ortsbewegung. Der Modus der Fortbewegung ist schon von Trembley, dem wir überhaupt die meisten biologischen Angaben verdanken, ausführlich geschildert. Sie erfolgt entweder nach Art von Spannerraupe, durch wechselnde Anheftung von Tentakeln und Fußscheibe, wobei nach Marshall noch tuberkelartige Vorsprünge des vorderen Leibesabschnittes helfen sollen, oder durch Überschlagen, indem die Fußscheibe über die festgehefteten Tentakel einen Halbkreis beschreibt, oder endlich durch cephalopodenartiges Kriechen mit den Tentakeln. Die Anheftung mit der Fußscheibe ist eine sehr feste, sie erfolgt jedenfalls durch ein von den Drüsenzellen des Ektoderms gebildetes Sekret; auch die Tentakel vermögen ein solches zu bilden, da sich auch in ihnen Drüsenzellen finden. Zykoff führt die Anheftung auf ektodermale Pseudopodien zurück.

Nußbaum glaubt, bei der Anheftung des Fußes spiele eine Saugwirkung mit: „Wegen der Durchbohrung der Fußscheibe geht Ansaugen und Loslösen des Tieres in einfacher Weise vor sich; da der durch Schluß der Durchbohrungsöffnung und durch das Ansaugen erzeugte luftleere Raum nach außen hin durch das Sekret der Drüsenzellen der Fußscheibe verkittet wird. Nach Bedürfnis wird durch die geöffnete Lücke Leibesinhalt in diesen Raum eintreten und die Festheftung wieder aufheben.“

Ich halte diese Vorstellung für verfehlt; es finden sich keine anatomischen Grundlagen für eine solche Tätigkeit (Muskelsphinkter), vielmehr ist das Ektoderm undurchbohrt, selbst die Konstanz einer Entodermücke wird zudem in manchen Fällen bestritten.

Am lebhaftesten in ihren Bewegungen ist *H. viridis*. Die Tentakel sind allseitig beweglich und vermögen sich extrem zu verkürzen, bei *Hydra fusca* von 10 cm auf 3 bis 4 mm, ein Problem, das auch der Untersuchung wert wäre. Die Kontraktionen erfolgen plötzlich, die Wiederausdehnung bedeutend langsamer. Die Tentakel, ebenso wie die einzelnen Körperabschnitte sind in ihren Kontraktionszuständen weitgehend voneinander unabhängig.

Ernährung. Die Lebensweise ist rein räuberisch. Als Nahrung dienen hauptsächlich Crustaceen, Würmer und Insektenlarven. Doch nehmen die Hydren auch tote Beute, z. B. Fleischstückchen. Der Fang erfolgt mit Hilfe der Nesselkapseln; ihre plötzlich lähmende Wirkung wird von vielen Autoren beschrieben. Je nach der Art der Beute gelangen die verschiedenen Formen zur Verwendung,

auf große, glatte Flächen werden die größten Kapseln abgeschossen, Haare und Borsten mit den kurzen Fäden der kleinsten Art umwunden. Der Nesseladen dringt anscheinend nicht in den Körper des Opfers ein, sondern legt sich ihm nur fest an (Nußbaum). Jickeli meint, die kleinsten Nesselkapseln, spezifisch leichter als Wasser, sollten das Gewicht großer Beutetiere herabsetzen helfen, eine Annahme, mit der man sich wohl nur schwer befreunden wird; geklärt ist aber auch dies Problem noch nicht, ebenso wenig, wie der Explosionsmodus der Nesselkapseln eindeutig bestimmt ist. — Die Beute wird mit den Armen festgehalten und zum Munde geführt, der sehr erweiterungsfähig ist und sich allmählich über den Bissen herüberzieht. Die Tiere sind außerordentlich gefräßig und können bei reichlichem Futter eine ganze Anzahl von Beutetieren gleichzeitig im Gastralraume bergen, wobei der Körper stark deformiert werden kann.

Gelegentlich gelangen auch die eigenen Tentakel in die Leibeshöhle (Trembley, Hartog, Jickeli), werden aber nicht verdaut. Ebenso wenig werden lebende Artgenossen verdaut, selbst wenn sie über 24 Stunden der Leibeshöhlenflüssigkeit ausgesetzt sind, wie aus Trembleys Beobachtungen und Versuchen hervorgeht. Roesel und Marshall widersprechen allerdings, aber die Angaben Trembleys scheinen mir zu exakt, um ohne weiteres für falsch erklärt werden zu können. Die Verdauung erfolgt zuerst extra- später intrazellulär, das Verhalten des Entoderms bei derselben untersuchte Greenwood. Die unverdaulichen Rückstände (Chitinpanzer) werden in großen Stücken durch die Mundöffnung wieder entleert (Trembley).

Sinnestätigkeit. Über Reizperzeption und Reizleitung wissen wir noch nicht sehr viel, sogar die anatomischen Grundlagen, Sinneszellen und Nervensystem, sind erst wenig untersucht. Berührungsreize kombiniert mit chemischen, wirken offenbar bei der Nahrungsaufnahme, doch sind die Angaben darüber lückenhaft und widersprechend. Indifferentes Material (Papier) wird auch bei Berührung nicht angenommen, (auch keine Nesselkapseln ausgeschleudert?). Chemische Reize wirken nach Hanel nur bei Berührung, nach Trembley auch in die Ferne. Dieser Autor will sogar beobachtet haben, daß benachbarte Polypen auf die Beute eines anderen reagiert hätten, ohne sie berührt zu haben. Bei demselben Individuum sind zeitweilige Unterschiede in der Reaktionsfähigkeit vorhanden. Verdauungstätigkeit stimmt den Fangreflex der Tentakel nicht herab, es wird bei reichlicher Nahrung sogar mehr gefangen, als gefressen werden kann (Trembley). Reizleitung ist vorhanden, bei Bewältigung einer größeren Beute beteiligen sich allmählich mehr Tentakel, ohne direkten Berührungsreiz. Die Leitung geht sogar von der Knospe auf das Muttertier über; nach Trembley bemächtigte sich die Mutter, selbst nachdem ihr Tentakel und Hypostom abgeschnitten waren, der Beute ihrer ausgewachsenen Knospe. In diesen Angaben wird man dem alten Autor trotz seiner sonstigen hervorragenden Gewissenhaftigkeit nicht ohne weiteres Glauben schenken dürfen, ganz kann ja selbst der vorurteilsfreieste Mensch den Einfluß seiner Zeit nicht verleugnen. Sehr interessant sind seine Beobachtungen über den Heliotropismus von *H. viridis*. Einfache einseitige Belichtung ergab ausgesprochen positive Reaktion; verdunkelte er nun ein viereckiges Glasgefäß bis auf einen Ausschnitt an einer Längsseite, so daß nur ein Lichtkegel hereinfiel, so bewegten sich auf dem Boden befindliche Hydren zunächst von der Lichtquelle weg, nach der gegenüberliegenden Wand, an dieser aufwärts und unter dem Wasserspiegel nach der Eintrittsstelle des Lichtes hin. Sie vermieden auf diese Weise den unter der Lichtquelle gelegenen dunkelsten Raum. Das merkwürdigste dabei ist, daß, wenn die Wanderung nach

der Lichtquelle einmal begonnen hatte, sie auch bei absoluter Dunkelheit für einige Zeit fortgesetzt wurde, wie Trembley angibt und mit Zahlen belegt. Wiederholungen dieses Versuches wären von hohem Interesse, besonders da Nußbaum angibt, daß nur *H. viridis* positiv heliotropisch sei, *H. grisea* dagegen negativ, woraus sich folgern ließe, daß der Heliotropismus in Zusammenhang mit der Assimilation der Algen steht.

Feinde. Feinde haben die Hydren scheinbar wenig. Trembley hat experimentell bewiesen, daß sie von Fischen nicht angenommen werden, höchstens dann, wenn sie selbst eine große Beute im Leibe haben; ebenso wenig von Raubinsekten. Dagegen soll ihnen die Polypenlaus, *Trichodina pediculus* sehr schädlich werden können, Tentakel und ganzes Kopfende zerstören (Trembley). Umgekehrt gibt ein moderner Beobachter (Rand) an, daß *Trichodina* die Polypen von Pilzen befreie, also ihnen nützlich sei, denn Pilzvegetation ist, wenigstens im Aquarium, die größte Gefahr für die Tiere.

Lebensdauer. Über das Ende des Lebenszyklus einer Hydra wissen wir noch nicht genau Bescheid. Aus den Berichten der alten Autoren folgt, daß Hydren etwa zwei Jahre gehalten worden sind. Ein physiologisches Absterben scheint vorzukommen, wenigstens deutet R. Hertwig so die von ihm beobachteten „Depressionszustände“, bei denen ohne sichtbare äußere Ursache charakteristische Veränderungen eintreten. Die Tentakel zeigen plötzlich knopfförmige Verdickungen an den Enden, und solche Kontraktion, daß sie endlich ganz verschwinden. Dem folgt der Körper nach, er wird zu einem undurchsichtigen Klümpchen, das zerbröckelt, und dessen einzelne Teile schließlich zugrunde gehen. Hertwig bringt diß Phänomen mit der geschlechtlichen Fortpflanzung in Verbindung, eine Ansicht, mit der Hanel und Schultz in Widerspruch stehen. Erstere sah sie unabhängig von der geschlechtlichen Fortpflanzung eintreten, zweimal, nachdem sie allzureichlich Krebse zugesetzt hatte, Schultz faßt dieselbe Erscheinung als Rückbildung bei fortgesetztem Hungern auf. •

Fortpflanzung. Die Fortpflanzung der Hydren erfolgt bekanntlich geschlechtlich oder durch Knospung. Die ungeschlechtliche geschieht jederzeit, wenn die Lebensbedingungen günstig genug sind, die geschlechtliche vorwiegend zu bestimmter Jahreszeit. Die Knospenentwicklung kann insofern als Artcharakter Verwendung finden, als bei *H. fusca* während starker Vermehrungszeit schon die noch dem Muttertier ansitzenden jungen Hydren Knospen bilden, so daß eine temporäre Stockbildung entsteht; bei *H. viridis* und *grisea* soll dies nur ganz ausnahmsweise vorkommen.

Die Art der Knospenentwicklung ist oft beschrieben; es bildet sich ein halbkugeliger Vorsprung, der allmählich zylindrisch auswächst, eine Mundöffnung und Tentakel bildet. Diese Tentakelbildung soll bei den verschiedenen Arten nach verschiedenen Gesetzen verlaufen, bei *H. fusca* zuerst zwei opponierte, bei *H. grisea* eine größere Zahl gleichzeitig (s. o.).

Die Zahl der Knospen kann von 1 auf 8 und mehr gleichzeitig ansitzende steigen.

Während die einen Autoren gar keine Regelmäßigkeit in der Anordnung der Knospen finden (Kleinenberg, Delage), beschreiben andere eine bestimmte Knospungszone an der Grenze von Magen und Stielabschnitt des Körpers (Ehrenberg, Laurent, Ecker, Nußbaum). • Marshall behauptet für *H. viridis*, daß in dieser Knospungszone die einander folgenden Knospen immer an den gleichen bestimmten Stellen (Germinationsherde) entstehen. Dem gegenüber stellt R. Hertwig in der neuesten Publikation ein Knospungsgesetz auf, wonach die nächst-

jüngere Knospe etwas höher steht und in einem regelmäßigen seitlichen Abstand von etwas über 120° von ihrer Vorgängerin. Eine Verbindungslinie der Knospenfußpunkte würde demnach eine Spirale bilden, in der die vierte Knospe annähernd über der ersten läge. Je nach dem Ernährungszustand ist die Spirale höher oder flacher, so daß bei kräftigen Tieren ein enger Kranz zahlreicher Knospen entsteht, bei Armut an Reservestoffen sich die Knospen auf einen größeren Bereich der Leibeswand verteilen. Eventuell können dann spätere jüngere Knospen in die Zwischenräume der älteren eingeschaltet werden. Jedenfalls veröden in striktem Gegensatz zu Marshall gerade die Stellen, an denen sich einmal eine Knospe gebildet hat; es rückt auf diese Art die Knospungszone kopfwärts, und der unterste Abschnitt nimmt die Beschaffenheit des Stieles an (dünn, farbloses Entoderm). Abgesehen von der Zuverlässigkeit eines Beobachters wie Hertwig spricht für diese Darstellung auch ihre Übereinstimmung mit dem Verhalten mariner Hydroiden.

Die Zeit, die eine Knospe zur Entwicklung braucht, ist weitgehend abhängig von der Temperatur (und Ernährung des Muttertieres). Nach Trembley schwankt die Zeit vom Sichtbarwerden der Knospe bis zur Ausbildung der Tentakel zwischen 24 Stunden bis an 14 Tage, die Zeit bis zur Ablösung der Knospe zwischen 2 Tagen und 6 Wochen. Schäffer gibt noch kürzere Zeiten, behauptet Entwicklung und Loslösung einer Knospe innerhalb 12 Stunden beobachtet zu haben. Ein isolierter Polyp bringt im Hochsommer nach Trembley pro Monat 20 Junge. — Außer Knospung ist auch ungeschlechtliche Vermehrung durch spontane Querteilung beschrieben (Trembley, Roesel, Zoja, Marshall). Es handelt sich unzweifelhaft um abnorme Fälle, doch möchte ich sie nicht ohne weiteres auf äußere Schädlichkeiten zurückführen wie Hertwig, da mehrfach angegeben wird, daß diese Querteilung wiederholt von denselben Tieren ausgeführt wird. Marshall vergleicht sie aus diesem Grunde mit einem Strobilationsprozeß.

Die geschlechtliche Fortpflanzung findet nur in bestimmten Jahreszeiten statt. Im allgemeinen produziert *H. viridis* Geschlechtsprodukte im Frühling und Sommer, die beiden anderen Arten werden im Herbst und Winter geschlechtsreif. Doch gibt es auch eine Anzahl abweichender Angaben; so findet M. Schultze *H. grisea* mit Eiern im Mai und Herbst (Greifswald), Brauer von April bis August (Berlin), Ehrenberg im Juni (Berlin?), Nußbaum schon Mitte August (Bonn). Umgekehrt fand Kleinenberg *H. viridis* geschlechtsreif von April bis Oktober.

Daß *H. rubra* (*rhactica*), die alpine Varietät von *H. fusca*, bereits im Hochsommer Eier bildet, wurde schon erwähnt.

Die meisten Hydren sind Hermaphroditen und zwar protandrisch, doch kommen auch getrennt geschlechtliche Formen vor (Zoja, Brauer, Downing, Hertwig, Hanel). Es handelt sich meist (immer?) um *H. fusca* äußerlich gleichende Formen, (aus Hannels Ausführungen geht nicht hervor, welche ihrer beiden Formen, *fusca* oder *grisea*, getrennt geschlechtlich war). Doch gibt Brauer an, daß sich die Eier der hermaphroditen *fusca* von denen der dioecischen morphologisch unterscheiden, es wäre also möglich, daß wir eine gesonderte Art (resp. Varietät), vor uns hätten. Für diese Auffassung tritt auch Weltner in der neuesten Publikation über *Hydra* ein. Wenn er dabei nach dem Prioritätsgesetze diese *Hydra dioecia* Downing als *Hydra monoecia* Hefferan bezeichnet, eine offenkundig sinnwidrige und nur durch Versehen eingeführte Benennung, so scheint mir der Buchstabe allzusehr über dem Geiste zu stehen. Experimentelle Nachweise pro oder contra stehen noch aus. Brauer hat Eibildung und Ablage

am gründlichsten untersucht. Nach ihm zeigen sich charakteristische, morphologische und biologische Differenzen für jede Art, die sich als Speziescharaktere verwenden ließen, wenn geschlechtsreife Individuen jederzeit vorhanden wären.

H. viridis hat ein kugeliges Ei mit fast glatter Schale. Es fällt nach der Schalenbildung einfach vom Muttertier ab. 1—2 Eier.

H. grisea hat ein kugeliges Ei, dessen Schale ringsum mit großen, an der Spitze meist verzweigten Zacken besetzt ist. Das Ei fällt nach der Bildung der ersten Schale ab.

H. fusca (hermaphrodit) hat ein unten flaches, oben konvexes Ei, dessen Schale nur auf der Oberseite kurze Stacheln trägt. Die Eier werden einzeln an Pflanzen angeklebt. „Erst wenn der Keim zweischichtig geworden ist, zieht sich das Muttertier zusammen, so weit, daß das Ei das Blatt, auf dem ersteres sitzt, berührt, (oder neigt sich bis zur Berührung eines Blattes zur Seite). Das Ei klebt sich dann mittelst eines von den Ektodermzellen ausgeschiedenen Sekretes fest, löst sich allmählich von der Mutter los, plattet sich ab und entwickelt jetzt erst eine Schale“ (Brauer). 4—5 Eier.

H. fusca (dioecisch): Ei kugelig, Schale ringsum mit kurzen Höckern besetzt. „Wenn die Eier, und wie es scheint, erst wenn alle, die das Muttertier entwickelt hat, zweischichtig geworden sind, dann kontrahiert sich dasselbe so weit, daß meist alle Eier, selbst diejenigen, welche oben am Körper sitzen, den betreffenden Gegenstand, auf dem es sitzt, berühren. Durch die starke Kontraktion geraten die am tiefsten sitzenden Eier oft fast unter das Muttertier. Die Eier kleben sich dann fest, bleiben aber kugelig . . . Das Muttertier bleibt in diesem stark kontrahierten Zustande in der Mitte der im Kreis um sie angeordneten Eier oft mehrere Wochen lang ruhig sitzen; oft schlüpfen Embryonen schon aus, bevor die Mutter sich wieder aufrichtet und von den Eiern entfernt . . . Das Sekret, mit welchem die Eier festgeklebt werden, scheint nicht nur von den Ektodermzellen des Keimes ausgeschieden zu werden, sondern auch, vielleicht sogar ausschließlich, von denen des Muttertieres . . . Diesem Umstande schreibe ich auch das lange Beharren desselben in seiner ungewöhnlichen Lage zu, es kann sich dann schwer von den Eiern, bzw. der Sekretmasse loslösen“ (Brauer). Bis 10 Eier.

Ei und Hodenbildung finden an verschiedenen Stellen des Körpers statt, und zwar entstehen die Eier in der Knospungszone, die Hoden im oberen Drittel, unterhalb der Tentakel. Bei sehr lebhafter Produktion werden aber diese Grenzen nicht eingehalten, speziell die Hoden (event. bis 50) bedecken dann die ganze Leibeswand und finden sich bei hermaphroditen Tieren zwischen, selbst unter den Eiern. Umgekehrt können die Eier bis dicht unter den Tentakelkranz reichen. Die Eier liegen sich meist gegenüber, aber das jüngere etwas höher. Beim Übergang von Knospenbildung zur Eierproduktion entsteht das erste Ei an der Stelle, wo sonst die nächste Knospe zu erwarten gewesen wäre; bei Wiederaufnahme der Knospung nach der Eibildung steht die erste Knospe höher als das zuletzt gebildete Ei. Trotzdem ist Hertwig wohl sicher im Recht, wenn er die z. B. von Marshall vertretene Homologisierung von Ei und Knospe ablehnt und ihre gleichartige Lagerung aus den Ernährungsbedürfnissen erklärt. Hoden und Knospen sind sicher nicht homolog, denn Hoden entstehen zwischen Knospen, und bei Wiederaufnahme der ungeschlechtlichen Fortpflanzung werden Knospen zwischen den Hoden gebildet (Hertwig), nicht aus ihnen, wie Laurent angab. Es kann sich dabei aber die Knospungszone in die orale Körperregion verschieben (Hertwig). Die Hoden sind halbkugelig, mit einer zitzenförmigen Erhebung, von weißlicher Farbe. Ihre Zahl kann, wie schon erwähnt, sehr groß sein (50—60).

Entwicklung. Über die Entwicklung sind wir genau durch Kleinenberg und Brauer unterrichtet. Das Ei entsteht im Ektoderm im Zentrum einer Anzahl ihm ursprünglich gleichartiger Zellen, die es nach Amöbenart sich assimiliert, unter Bildung von Reservestoffen (Pseudozellen). Während dieser Periode wandern bei *H. viridis* die Algenzellen aktiv aus dem Ektoderm in die Eizelle ein. Hadži ist es durch Verdunkelung gelungen, dies zu verhindern, leider ging die ausgeschlüpfte Hydra bald zugrunde. Später rundet es sich ab, sprengt die Ektodermhülle, die sich zurückzieht, bis es in einer trichterartigen Vertiefung des Ektoderms festsetzt. Die Befruchtung erfolgt durch eine Mikropyle. Die Furchung ist total aequal, bei den ersten Teilungen erfolgen ausgiebige pseudopodienartige Plasmabewegungen (Kleinenberg, Andrews), und führt zur Bildung einer Blastula (nicht Morula, Kleinenberg), deren Lumen allerdings später durch die Entodermbildung verdrängt wird. Die Entodermbildung geschieht multipolar durch Delamination und Immigration. Dann geschieht die Schalenbildung, ein äußeres geschichtetes chitinoses Blatt und eine innere homogene Keimhülle. Dabei geht das Ektoderm nicht verloren (Brauer), wie Kleinenberg angab. Dann kommt eine Ruheperiode von 1 bis 2 Monaten außer bei der dioecischen (Brauer) *H. fusca*.

Die Leibeshöhle bildet sich bei *H. viridis* noch in der Schale, bei *H. fusca* erst nach ihrem Platzen. Bei Brauers dioecischer Form rissen beide Hüllen gleichzeitig, bei *H. viridis* bleibt nach Kleinenberg die innere noch erhalten bis über die Mund- und Tentakelbildung hinaus. Der Mund entsteht durch einfaches Einreißen der Leibeshöhle, (nach Kleinenberg und Brauer entgegengesetzt dem ursprünglich festgehefteten Eipol). Die Angaben über die Reihenfolge der Tentakelanlage widersprechen sich. Korotneff sah bei *H. fusca* zuerst 2, Kleinenberg bei *H. viridis* gewöhnlich 4, auch 7 gleichzeitig entstehen, Brauer bei *H. fusca* dioecia 3 bis 4.

Damit wäre in großen Umrissen zusammengestellt, was wir über die Lebensvorgänge der Hydren unter normalen Bedingungen wissen. Es bleibt nun noch übrig eine Zusammenstellung der Probleme, zu deren experimenteller Klärung Hydra herangezogen worden ist, und der dabei bisher gewonnenen Tatsachen.

Bewundernd muß jeder, der sich damit beschäftigt hat, die Konsequenz und Vorurteilsfreiheit anerkennen, mit der seinerzeit Trembley seine berühmten Versuche erdacht, wie die technische Geschicklichkeit und Gewissenhaftigkeit, mit der er sie ausgeführt hat. Die Verbesserungen der Technik haben uns schon seit langen einen tieferen Einblick in die anatomischen Verhältnisse tun lassen, auch manchen Fehler Trembleys aufgeklärt, aber über seine Problemstellung sind wir erst im letzten Drittel des vorigen Jahrhunderts hinausgekommen.

Regeneration. Die Tatsachen der Regeneration haben schon bei Trembley umfassende Behandlung erfahren. Durch ihn wußten wir bereits, daß man die Polypen der Länge wie der Quere nach in fast beliebig viele Stücke zerteilen kann, von denen jedes zu einem vollen Individuum mit allen Fähigkeiten, auch der der Knospung auswächst, ebenso erhielten wir Nachricht über die Abhängigkeit von Temperatur und Ernährungszustand.

Aus neuester Zeit datieren als Ergänzung dazu die Angaben über die zur Regeneration nötige Minimalgröße. Zerschneidet man Hydren in kleine Stücke, so formen sich diese zunächst zu kugelförmigen Gebilden um; von diesen Pseudoblastulis aus beginnt dann die Regeneration. Für Stücke eines erwachsenen Tieres ist nach Peebles der Minimaldurchmesser der Kugel $\frac{1}{6}$ mm, für Teile einer Knospe, die durch leichtere und schnellere Regeneration ausgezeichnet ist, noch

etwas geringer, bis $\frac{1}{9}$ mm. So kleine Stücke vermochten nur Hypostom und einen Tentakel zu bilden und waren nicht dauernd lebensfähig, solche von $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{8}$ mm bildeten zwei Tentakel und lebten 8 bis 10 Wochen. Der Tod wird dann wohl mehr auf die Schwierigkeit der Ernährung als auf prinzipielle Lebensunfähigkeit zurückzuführen sein. Eine Kugel von $\frac{1}{5}$ mm entspricht nach Peebles an Masse etwa $\frac{1}{200}$ der ganzen Hydra.

Über das relative Vermögen der einzelnen Körperabschnitte zu regenerieren, sind wir ebenfalls ziemlich gut unterrichtet. Nach Peebles Tabellen verhält sich die Gegend unterhalb des Hypostoms bis zum Ende des Magenteiles fast gleich. Minimal ist dagegen das Regenerationsvermögen des Fußstückes, und gar nicht regenerieren nach den meisten Autoren isolierte Tentakel. Die Gründe dafür sind vermutlich einseitige Differenzierungen der Zellen, sowie das Fehlen der interstitiellen Zellen, aus denen vor allem Geschlechtsprodukte und Nesselkapseln sich bilden. Einen interessanten Hinweis darauf bietet das von Peebles konstatierte Verhalten eines Tentakels, der bei Isolierung eines kleinen Hypostomstückes mit mehreren Tentakeln, sich zum Körper umbildet. Es wird in demselben das ursprüngliche, offenbar nicht mehr reproduktionsfähige Entoderm durch vom Hypostom her einwandernde Entodermzellen ersetzt, nicht aber das Ektoderm, (interstitielle Zellen?).

Zu geringe Größe, wie Weismann vermutete, ist nicht die Ursache für das Ausbleiben der Regeneration eines Tentakels, da die Tentakel die Minimalgröße der regenerationsfähigen Körperstücke wesentlich übertreffen. Positive Angaben über Regeneration isolierter Tentakel werden von Roesel, Engelmann und Marshall gemacht. Da wenigstens bei Engelmann mit Sicherheit ausgeschlossen ist, daß Teile des Hypostoms am Tentakel geblieben waren, so bleibt hier ein Widerspruch, der sich vielleicht aus der verschiedenen Regenerationskraft der einzelnen Arten erklärt. *H. fusca* soll nämlich am besten regenerieren (Marshall), *H. viridis* weniger, und am schlechtesten *H. grisea*. Da gerade die neueren Autoren viel mit *H. grisea* experimentiert haben (Nußbaum, Ishikawa, Peebles, Wetzels), so liegt die Ursache des Mißerfolgs vielleicht darin. Allerdings hat auch Roesel mit *H. grisea* gearbeitet, und andererseits schreibt Rand der amerikanischen *H. fusca* ein schlechtes Regenerationsvermögen zu, ob aber nicht trotzdem Lokalrassen mit verschiedenen günstigen Bedingungen vorgelegen haben, bleibt fraglich.

Umstülpung. Ziemlich geklärt sind unsere Anschauungen über den Erfolg der Umstülpung der Polypen. Die positiven Resultate Trembleys sind voll bestätigt worden, aber seine Deutung hat sich als irrtümlich herausgestellt und dadurch die Frage bedeutend an theoretischem Interesse verloren. Hauptsächlich durch Nußbaum, den eine Diskussion mit Ishikawa und Weismann zwang, seine Resultate ganz präzise zu formulieren, wissen wir, daß in allen Fällen, in denen der Polyp nicht zugrunde geht, eine mehr oder weniger komplizierte Rückstülpung eintritt, zu der entweder die natürliche Körpermündung oder künstlich gesetzte Wundöffnungen benutzt werden, und die nach mannigfachen Formveränderungen, Trennungen und Verwachsungen, sowie Abstoßung falsch gelagerter Teile zur Restitution eines regulären Tieres führt.

Polarität. Einen breiten Raum in der modernen Hydraliteratur nehmen dann Pfropfungsexperimente ein. Es handelte sich dabei einmal um die Frage der Polarität, die bei Pflanzenexperimenten eine große Rolle spielt. Wetzels Experimente haben ergeben, daß sich gleichnamige Pole wohl verheilen lassen,

aber nicht dauernd in dieser Lage bleiben, sondern sich entweder wieder trennen, wobei der eine Teil als Knospe des anderen figurieren kann, oder durch komplizierte Umlagerung ihre ursprüngliche Einstellung wieder erlangen. In gleichem Sinne sprechen die Versuche Hefferans, vor allem die Erscheinung, daß bei tangentialer Einfügung nur dann dauernde Vereinigung eintrat, wenn die Stücke gleichgerichtet waren, oder die Möglichkeit hatten, sich umzulagern. Gleiche Resultate ergaben sich bei Nußbaums Umstülpungsversuchen als Nebebefund, ebensolche bei Regenerationsversuchen.

Wenn man mit Wetzel zwischen Regenerations- und Verwachsungspolarität unterscheidet, so ist letztere in dem Sinne, daß eine Verwachsung gleichnamiger Pole überhaupt nicht stattfindet, sicher nicht vorhanden. Die Tatsache, daß diese gleichen Pole sich meist wieder trennen oder umlagern, zeigt aber einen deutlichen Gegensatz zu den „unpolarisierten“ Froschlarven und Regenwürmern, die dauernd vereinigt bleiben; Hydra nimmt also hier eine Mittelstellung ein. Regenerationspolarität dagegen scheint mir ausgesprochen zu sein, die Heteromorphosen, die Wetzel dagegen anführt, kann ich nicht für bewiesen halten, ebenso wenig wie Rand, und sein Hinweis auf die Polarität bei der Knospung scheint mir verfehlt. So ohne weiteres läßt sich doch Knospung, die normal unter Lösung aus dem Zellverbände des Muttertieres zur Bildung einer eigenen Polarität führt, nicht vergleichen mit Versuchen, aus verlagerten Stücken ein einheitliches normalpoliges Individuum herzustellen. Betrachtungen über die Polarität von Teilen, die zur Hauptaxe in Winkelstellung sich befinden, sind wohl überhaupt von zweifelhaftem Wert. Welches ist z. B. der orale Pol eines Hydratentakels? Gelegentlich der Regeneration eines isolierten Tentakels sind von Roesel und Marshall auch Angaben über die Polarität gemacht worden, die sich strikte widersprechen. Sollten sich die von Roesel, wonach Knospung und Tentakelbildung an der Schnittfläche, d. h. dem der Mundscheibe zugekehrten Ende des Tentakels stattfindet, jemals bestätigen, so wären sie vielleicht als Indizienbeweis gegen die Theorie zu benutzen, nach der die Tentakel ursprünglich selbständige, durch Knospung entstandene Individuen wären. Ihre Polarität wäre dann nämlich der der Knospung entgegengesetzt. Nach unseren jetzigen Auffassungen ist doch die als Polarität bezeichnete Erscheinung mehr der Ausdruck einer komplizierten Reizverschränkung innerhalb des Organismus, als eine geheimnisvolle Kraft, die den Zellen immanent und unabänderlich wäre.

In den Jahren 1898—1903, als das Interesse für Regulationsfragen noch neu und ganz besonders rege war, sind von amerikanischen Autoren und Autorinnen (Hefferan, King, Peebles) Zerschneidungs- und Pfropfungsversuche an Hydren in allen wohl irgend denkbaren Kombinationen gemacht worden. Die Resultate sind durchaus nicht einheitlich, bestätigen aber im ganzen das oben ausgeführte, daß eine starke Polarität vorhanden ist, die Hydra sehr wesentlich von den marinen Hydrozoen unterscheidet. Da dies Resultat das wichtigste und in Anbetracht des sonst so primitiven Baues der Hydra recht interessant ist, so kann ich mir eine Kritik der verschiedenen bei diesen Versuchen angeblich erzielten Heteromorphosen ersparen. Wie schon oben ausgeführt, sehe ich auch bei einer stark polarisierten Form im Auftreten von Heteromorphosen nichts unverständliches und halte auch einige Beispiele für einwandfrei. Sie sind alle erzwungen durch mehrfache, einander folgende Operationen und betreffen meist sehr kleine Stücke. Da eine histologische Untersuchung nicht ausgeführt ist und bei der Einfachheit der Gewebe auch wohl wenig Erfolg haben würde, so halte ich für wahrscheinlich, daß in vielen Fällen doch eine

unbemerkte „heimliche“ Umlagerung stattgefunden haben kann, ähnlich wie wir sie bei den Umstülpungsversuchen in so verblüffender Weise eintreten sehen.

Pfropflybride. Die Versuche, die verschiedenen Hydraarten durch Pfropfung zu verbinden, haben im allgemeinen zu negativen Resultaten geführt. Mit dem Unterschiede, daß *H. viridis* sich mit keiner der beiden anderen Arten so gut vereinigen ließ, als diese untereinander. *H. grisea* und *H. fusca* lassen sich zeitweilig zur Verklebung bringen (Wetzel). Es findet aber nie eine Reizleitung von einem zum anderen Abschnitt statt, und nach einiger Zeit lösen sich die Teile voneinander und regenerieren selbständig das fehlende Körperende.

Regulation. Bei diesen Zerschneidungs- und Pfropfungsexperimenten haben sich auch eine ganze Anzahl Erscheinungen eingestellt, die unter den Begriff der Regulation fallen. Sie im einzelnen zu besprechen, würde den Rahmen dieses Aufsatzes überschreiten. Es handelt sich um Resorption verlagelter oder durch Hyperregeneration überzählig entstandener Tentakel, Wanderung (wenig) verschobener Tentakel an die Normalstelle, Abhängigkeit der regenerierten Tentakelzahl von der Größe des regenerierenden Stückes, und (bei Längsspaltung) von der Anzahl erhaltener Tentakel. Regulationserscheinungen sind ferner die Rückstülpungen umgestülpter Tiere, die Wiederherstellung der normalen Polarität, resp. die Abstoßung aufgepfropfter Elemente. Diese Trennung findet statt, selbst wenn beide Teile sich nicht in der Ernährung oder im Wachstum hindern, es kann während derselben an beiden Knospung und Bildung von Geschlechtsprodukten vorkommen (Wetzel).

Experimente über Geschlechtsbildung. Im Vordergrund des Interesses steht zurzeit das Problem der experimentellen Auslösung der Geschlechtszellenbildung bei Hydra. Der erste, der darüber experimentierte, war Nußbaum. Nach ihm sollte die Ernährung maßgebend sein in der Weise, daß stärkere Ernährung Eiproduktion, geringe Hodenbildung hervorriefe. Demgegenüber behauptet R. Hertwig, daß nach in seinem Institut an *H. fusca* angestellten Experimenten, über die ausführliche Berichte leider noch ausstehen, Ernährungswechsel ohne Temperaturerniedrigung völlig gleichgültig wäre, Abkühlung dagegen (von 14 bis 18° auf 8 bis 10° C) mit Sicherheit Hodenbildung hervorrief. Gute Ernährung bei der Abkühlung bewirkte nur die Bildung von mehr Geschlechtsprodukten. Vorher schon hatte Downing Kälteexperimente angestellt, aber ohne Erfolg. Die neuesten und ausführlichsten Experimente stammen von Whitney an *H. viridis*. Seine wichtigsten Resultate sind:

1. Hydren aus kaltem Winterwasser in solches von 18 bis 20° C, resp. aus 12° C in 20 bis 26° C (Sommer) gebracht, erzeugen, wenn sie nicht gefüttert werden, zuerst reichliche Knospen, dann Hoden, die größeren zuletzt auch Eier.

2. Werden in die Wärme gebrachte Tiere gefüttert, so bilden sie nur Knospen.

3. Fütterung unterbricht die Geschlechtszellenbildung und bewirkt Knospung; durch Entziehung des Futters kann dann in ca. 6 Tagen wieder geschlechtliche Vermehrung hervorgerufen werden.

4. Tiere, die lange Zeit in gleichmäßiger Wärme gehalten werden, bilden auch bei drei- bis vierwöchentlichem Hungern keine Geschlechtsprodukte. Solche dagegen, die in der kühlen Temperatur ihrer natürlichen Standorte (12° C)

hungerten, entwickelten (ohne vorher erwärmt zu sein) Hoden und Eier in 2 bis 4 Wochen (bis zu 80 %).

Man sieht, die Resultate der einzelnen Autoren stehen sich zum Teil diametral gegenüber. Der Grund dürfte mit daran liegen, daß beide Faktoren, Ernährung und Temperatur, in bestimmten Kombinationen einwirken müssen.

Eine Erklärung für diese Beeinflussung der Produktion von Geschlechtszellen durch äußere Faktoren hat R. Hertwig zu geben versucht. Er sieht sie in Störungen der Kernplasma-Relation, welche die Ernährung der funktionierenden Körperzellen hindern und das dadurch überschüssige Bildungsmaterial den interstitiellen Zellen zuführen, aus denen sich dann Geschlechtszellen bilden. Er faßt also die Bildung von Hoden und Eiern als „partielle Depressionszustände“ auf und weist in diesem Zusammenhange hin einerseits auf die Erscheinung, daß gerade zurzeit der geschlechtlichen Fortpflanzung viele Hydren absterben, und zweitens auf das Vorkommen von „Depressionszuständen“ analog denen der Protozoen, bei denen ohne ersichtlichen Grund die Tiere unter charakteristischen Reduktionserscheinungen zugrunde gehen. Ich hatte schon oben darauf hingewiesen, daß diese Erscheinung von Schultz und Hanel anders gedeutet wird; ebenso wird das Absterben von Hydren nach der geschlechtlichen Fortpflanzung verschiedentlich bestritten; das Gegenteil ergibt sich z. B. bei vielen Versuchen von Whitney, bei denen später wieder Knospung eintrat. Es sind also hier noch eine Reihe ungelöster Probleme zu bearbeiten:

1. Welchen Einfluß haben Ernährung und Temperatur auf die Bildung der Geschlechtsprodukte?

a) Sind diese Einflüsse zu allen Jahreszeiten in gleicher Weise wirksam? (Untersuchungen, die zurzeit in Lunz und Leipzig an Rotatorien und Daphniden im Gange sind, weisen auf das Vorhandensein bestimmter Cyklen hin, innerhalb deren charakteristische, von äußeren Faktoren unabhängige Zustandsänderungen eintreten. Die Hannelschen Befunde, die denen Hertwigs widersprechen, scheinen auch für Hydra derartiges wahrscheinlich zu machen.

b) Sind diese Einflüsse in allen Lebensaltern gleich? (Gehört nicht vielleicht erst eine Anzahl von ungeschlechtlichen Generationen, oder eine bestimmte „Reife“ zur Bildung von Geschlechtsprodukten?)

2. Läßt sich die, an sich sehr sympathische Idee Hertwigs von den Depressionszuständen experimentell begründen? (Von diesem Gesichtspunkte aus wäre auch eine genaue anatomische Untersuchung über die Beteiligung der einzelnen Zellarten an der Knospung wünschenswert.)

3. Läßt sich experimentell ein bestimmtes Geschlecht hervorrufen oder haben wir es bei den dioecischen Formen mit einer selbständigen Rasse zu tun?

4. Sollte sich dies letztere bestätigen, so hätten wir in den beiden Rassen von *H. fusca* vielleicht das beste Objekt aus dem Tierreiche, an dem sich die interessanten Versuche von Correns über die Geschlechtsvererbung bei Kreuzung von di- und monoecischen Pflanzen nachmachen ließen. Zum theoretisch wertvollen Gelingen dieses technisch sicher schwierigen Experimentes wäre allerdings noch erforderlich, daß der Dioecismus über den Hermaphroditismus prävalieren müßte.

5. Endlich ist noch das Problem der Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung zu erwähnen, das Hanel an dem Merkmal der Tentakelzahl untersucht hat. Die an interessanten Erörterungen reiche Arbeit läßt sich mit

wenig Worten nicht wiedergeben; es stellte sich heraus, daß bei den Nachkommen einer größeren Anzahl von Individuen (einer Population im Sinne Johannsens) eine deutliche Erblichkeit vorhanden war, aber mit sehr starker Regression. Diese Regression beruht auf der großen transgressiven Variabilität der Hydren; es kann z. B. ein siebententakeliges Tier genau so gut eine Minusvariation einer neuntentakeligen Rasse sein, wie eine Plusvariation einer sechsententakeligen, oder auch zu einer siebententakeligen Rasse gehören, was natürlich auf die Tentakelzahl der Nachkommen einwirken muß. Innerhalb der „reinen Linien“ d. h. Generationsfolgen von Knospen, die von einem Muttertier abstammen, erwies sich die Selektion von $+$ und $-$ Varianten als unwirksam (übereinstimmend mit Johannsen). Näheres muß in der Originalarbeit eingesehen werden. Vermutlich wird der Autorin nicht so leicht jemand auf dies Gebiet folgen, da sich Hydra eben wegen der großen transgressiven Variabilität, als wenig geeignet für solche Versuche erwiesen hat.