

Heliotropismus bei Hydroïdpolypen.

Von

Dr. **Hans Driesch** in Jena.

In meiner Arbeit über die Tektonik der Campanulariden- und Sertularidenstöcke¹⁾ wies ich auf den möglichen Einfluss äusserer Agentien auf die reale definitive Ausgestaltung derselben hin. Jede Form hat ihr scharf präcisirtes Gesetz, nach welchem sie sich aus den constituirenden Einheiten — Personen — aufbaut, doch brauchen die gesetzlichen Möglichkeiten nicht alle in Erscheinung zu treten; eben letzteres hat äussere Gründe. Ueber das Wachstumsgesetz wissen wir mit Sicherheit nur, dass es sich vererbt, über seinen Grund und seine Herkunft kann man verschiedener Meinung sein.

Wenn ich damals schon sagte, „ich glaubte nicht auf solche Dinge bezüglichen Untersuchungen von vornherein Aussicht auf Erfolg abzusprechen zu dürfen“, so bin ich heute in der Lage, auf Grund einiger in der zoologischen Station der Marine Biological Association of the United Kingdom in Plymouth diesen Sommer ausgeführter Experimente jener Behauptung nach einer Richtung hin einen etwas realeren Boden zu geben.

Wie für mich diese Versuche zunächst weiter nichts sein sollen als eine Probe, so soll auch diese Mittheilung weiter nichts bezwecken, als den Erfolg eben dieser Probe mitzutheilen. Sie wird dadurch vielleicht Andere anregen, diese und ähnliche Dinge weiter zu verfolgen, wie sie auch mich hierzu veranlasst.

Zunächst möchte ich kurz zusammenfassen, was man über die Beziehungen zwischen Licht und thierischen Organismen weiss. Ich

1) H. DRIESCH, Tektonische Studien an Hydroïdpolypen I. Die Campanulariden und Sertulariden, in: Jen. Zeitschr., Bd. 24, 1889, p. 188.

sehe dabei von allen sogenannten Anpassungserscheinungen, dem Resultat natürlicher Zuchtwahl, ab.

Gewisse Functionen des thierischen Organismus (Kohlensäureausscheidung etc.) können ihrer Intensität nach vom Lichte, und zwar von Strahlen verschiedener Brechbarkeit verschieden, beeinflusst werden; hiermit hängt wohl zusammen die Beeinflussung des Wachstums (YUNG)¹⁾. Der Einfluss der Belichtung auf Pigmentbildung ist noch ein viel umstrittenes Gebiet²⁾.

Das auf dem Gebiet der Botanik (STRASBURGER, STAHL u. v. A.) und Protistik (VERWORN³⁾ u. A.) so viel und erfolgreich gepflegte Capitel der richtenden Wirkungen des Lichts ist auf zoologischer Seite meines Wissens nur von GRABER und J. LOEB um seiner selbst willen studirt worden (LUBBOCK u. A. haben doch weit mehr das ökologische als das physiologische Moment im Auge). Allerdings finden sich ja viele Bemerkungen über Vorliebe für eine bestimmte Farbe oder Licht überhaupt oder das Gegentheil in der Literatur zerstreut, meist ohne hinreichende Exactheit.

Man muss scheiden zwischen der Beeinflussung ausgebildeter Organismen hinsichtlich ihrer Stellung und dem richtenden Einflusse auf wachsende Gebilde. Für erstere Erscheinung (J. LOEB⁴⁾, GRABER⁵⁾ s. Anhang) dürfte man am besten aus Analogierücksichten das Wort Phototaxis (STRASBURGER), für letztere das Wort Heliotropismus verwenden. Ueber diesen Heliotropismus weiteres im Folgenden.

Hiermit wäre das über die directen Beziehungen zwischen Licht und Thieren Bekannte classificirt. Dass ich gerade bei Hydroidpolypen das Vorhandensein einer anderen Erscheinungskategorie für nicht undenkbar halte, habe ich bereits gesagt⁶⁾. Ich meine den Einfluss

1) E. YUNG, in: Archives des Sciences Physiques et Naturelles, Genève 1879; Archives de Zoologie expérimentale, Tom. 7; Mittheilungen a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 2. Hier Angaben der weiteren Literatur.

2) Vergl. hierzu SEMPER, Natürliche Existenzbedingungen der Thiere, Bd. 1, Cap. 3 nebst Anm. Hier auch Literatur.

3) VERWORN, Psycho-physiologische Protistenstudien, Jena 1889; hier vollständige Literaturangaben und Zusammenstellung des Bekannten.

4) J. LOEB, Die Orientirung der Thiere gegen das Licht, in: Sitzber. d. Phys.-med. Ges., Würzburg 1888.

5) GRABER, 2 Aufs. in den Wiener Sitzber., math.-naturw. Classe, 1883 u. 1885. Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- u. Farbensinnes d. Thiere, Prag u. Leipzig 1884; in letzterem Werk weitere Literaturangaben.

6) H. DRIESCH, Tektonische Studien an Hydroïdpolypen I. Die Campanulariden und Sertulariden, in: Jen. Zeitschr. 1889.

eines äusseren Agens, vielleicht auch des Lichtes, auf die definitive Ortsbestimmung eines neu zu bildenden oder sich aus indifferentem Material heraus differenzirenden Theils bei gegebenen Möglichkeiten (vergl. die Lebermoose und vieles andere auf botanischem Gebiete, namentlich auf dem verwandten Felde der Schwerkraftswirkungen: Umkehren der Polarität bei *Salix* etc.). Wie gesagt, kennt man zoologisch derartiges nicht, es scheint mir jedoch, wenn auch vielleicht als Folge eines anderen Agens als des Lichtes, nicht unwahrscheinlich.

Nach diesen allgemeinen Erörterungen gehe ich dazu über, meine Beobachtungen über heliotropische Erscheinungen bei *Sertularella polyzonias* L. im Einzelnen zu schildern.

Zunächst einiges über das eingeschlagene Versuchsverfahren.

Die Stöcke wurden in einem etwa $1\frac{1}{2}$ Meter langen und $\frac{1}{2}$ Meter breiten Aquarium mit nur einer dem Zimmerfenster zugewandten Glaswand nahe dieser auf einigen etwa in mittlerer Höhe angebrachten Glasplatten aufgestellt, d. h. irgendwie befestigt.

Bekanntlich bildet ein *Sertularella*-Stock eine Ebene, er besitzt, als Ganzes betrachtet, eine Hauptaxe. Daraus ergeben sich eine Anzahl differenter Orientierungsmöglichkeiten, von denen folgende angewandt wurden.

{	1) Hauptaxe vertical, Ebene vertical, Fläche vorn ¹⁾
	2) „ „ „ „ Kante „
	3) „ horizontal „ „ Basis „
	4) „ „ „ „ „ hinten
	5) „ „ „ „ „ seitlich
	6) „ „ „ horizontal „ vorn
	7) „ „ „ „ „ hinten
	8) „ „ „ „ „ seitlich.

Bei zwei Stöcken in der Aufstellung 1 wurde ferner eine Seite durch vorgesetztes schwarzes Blech verdunkelt.

Diese Verschiedenheit der Aufstellung, obwohl ursprünglich einem anderen Zweck als dem erreichten dienend, war insofern von grossem Nutzen, als sie jeden Gedanken, es möchten die beobachteten Erscheinungen Ausfluss des Wachsthumsgesetzes der Species sein, durchaus fernhalten muss.

Wie namentlich von LANG ²⁾ vor nicht langer Zeit hervorgehoben

1) d. h. der Glaswand zugekehrt.

2) LANG, Ueber den Einfluss der festsitzenden Lebensweise etc. Jena 1888.

ist, sind festsitzende Thiere stets mit Einrichtungen versehen, welche sie befähigen, zu Boden sinkende organische Bestandtheile der Ernährung halber aufzufangen. Ich erwähne das, da, wie ich denke, die Aufstellungen 6—8 für sämtliche und diejenigen 3—5 wenigstens für die Hälfte der Thiere der Colonie die Ernährung sehr erschwert, wenn nicht unmöglich gemacht haben müssen. Da sich ausserdem der Anfangs dargebotene pelagische Auftrieb in dem Aquarium sehr schlecht hielt und daher bald fortgelassen wurde, so werden wir mit Recht die Ernährung meiner *Sertularella*-Stöcke als ausserordentlich minimal bezeichnen können.

Ich glaube folgende Erscheinung auf diesen Punkt zurückführen zu müssen. Die Hunderte von *Sertularella*-Stöcken, die ich früher und jetzt in der Natur mustern konnte, zeigten sämtlich den in meiner Arbeit dargestellten typischen Bau; jedoch bereits am 2.—4. Tag, den solche Stöcke im Aquarium zubrachten, begannen sie an Stelle normaler Personen Stolonen zu bilden¹⁾.

Betrachten wir zunächst den ersten der so gebildeten Stolonen: seine Wachstumsrichtung ist zunächst die normale, d. h. er wächst annähernd in der Richtung der Axe seines Astes, diese Richtung behält er bei an allen denjenigen Aesten, welche durch die Art der Aufstellung zufällig nach hinten gerichtet sind, an allen übrigen Aesten dagegen vollführt er eine Wendung, die ihn in die Richtung der erstgenannten Stolonen bringt; diese Wendung kann bei Anfangs zufällig dem Lichte zuwachsenden Stolonen 180° betragen.

Die *Sertularella*-Stöcke waren sehr nahe dem Glasfenster des Aquariums aufgestellt, sie erhielten daher Licht von einem eine Halbkugel darstellenden Raume; die Resultante dieser Lichtstrahlen ist eine Senkrechte auf der Glaswand, also eine horizontale Linie, daher auch sämtliche Stolonen horizontal. Letztere Erscheinung könnte aber auch Aeusserung des Diageotropismus sein. Dass sie es nicht ist, wird nun zwar schon durch das oben Angeführte höchst wahrscheinlich, durch folgende Versuche ist es sicher geworden.

Wird ein Stock, dessen Stolonen sämtlich nach hinten gerichtet sind, um 90° in der Aufstellung gedreht, so dass dieselben nunmehr parallel der Glaswand liegen, so beginnen sie nach Verlauf von etwa

1) Der von mir bei *Halecium tenellum* beobachtete Stolo, sowie die in den Werken von HINCKS u. A. bisweilen abgebildeten Terminalstolonen anderer Species, über die erst nach specieller Untersuchung ein Urtheil möglich wäre, sind hiermit nicht ohne weiteres vergleichbar.

2 Tagen ihre Spitzen dem Lichte abzuwenden, nach 4—5 Tagen beschreibt ihre Wachstumsrichtung mit der vorher eingenommenen einen deutlichen rechten Winkel. Ebenso orientirten sich reich mit regellosen Stolonen ausgestattete Stöcke, welche bereits lange Zeit im schwach belichteten Hintergrunde eines Aquariums gelegen hatten, wie die anderen aufgestellt, innerhalb weniger Tage.

Die Stolonen ferner an denjenigen Stöcken, deren eine Seite verdunkelt war, derart, dass die Resultirende der einfallenden Lichtstrahlen von rechts oder links und schräg von oben die Glaswand traf, waren sämtlich nach der anderen Seite und schräge nach unten gerichtet, in den verdunkelten Raum hinein.

Wir dürfen nach dem Gesagten nicht zweifeln, eine Erscheinung des Heliotropismus vor uns zu haben, und zwar negativen Heliotropismus.

Dass das Wachstumsgesetz hier ausser Frage bleibt, versteht sich bei der Verschiedenheit der Aufstellung, wie gesagt, von selbst.

Bei Stolonen mit Wendung am Beginne und am Ende dieser, an der dem Lichte zugewandten, also convexen Seite, bei gerade fortwachsenden an beliebigen Orten, entstehen zwei (oder ein) neue Stolonen (nennen wir sie „zweiter Ordnung“). Sehen wir von ihrer Zahl einstweilen ab, so bemerken wir, dass sie stets dem Lichte zuwachsen. Auch hier lässt sich durch Drehen des ganzen Stockes um 90° eine entsprechende, der oben geschilderten also entgegengesetzte Knickung von gleicher Grösse hervorrufen.

Die Stolonen zweiter Ordnung sind also zunächst positiv heliotropisch.

Nahezu 1 cm weit können die secundären Stolonen auf diese Weise wachsen.

Dann oder schon früher gabelt sich scheinbar ihre Spitze, bald erkennt man, dass eine Knospe, ein neuer Stolo entsteht; dieser bleibt zunächst klein, der Mutterstolo jedoch wächst rasch weiter, beginnt aber jetzt, wie die Stolonen erster Ordnung, die zufällig Anfangs nach vorn wuchsen, die Wendung nach hinten, um sie bald, meist nachdem er noch eine zweite Knospe dritter Ordnung abgegeben, zu vollenden; er ist nun negativ heliotropisch.

Die Stolonen dritter Ordnung, ebenso wie diejenigen zweiter Ordnung entstanden (dem Lichte zugewandt, an der convexen Seite der Wandung), wiederholen nun ganz dasselbe und so fort. Stolonen höherer als vierter Ordnung habe ich nicht beobachtet.

Während diese Dinge vor sich gingen, starben die nicht Stolonen bildenden Aeste des Stockes in centripetaler Richtung ab, die lebende Substanz scheint in die centralen und namentlich in die Stolonen bildenden Abschnitte des Ganzen hineinzuwandern. Ebenso starben im Verlaufe der Stolonenentwicklung die freien Enden der Stolonen niederer Ordnung allmählich ab.

Das Resultat unserer bisherigen Untersuchungen ist also folgendes: Die unter ungünstigen Verhältnissen von *Sertularella polyzonias* an Stelle von Personen erzeugten Stolonen sind, bis auf den ersten, von Anfang an sich vom Lichte abwendenden, zuerst positiv und werden nach Erzeugung ihrer Tochterstolonen negativ heliotropisch. Sie entstehen an der dem Licht zugewendeten Seite des Mutterstolo.

Wie weit bleibt, und bleibt überhaupt das Wachstumsgesetz der Species bei diesen Vorgängen gewahrt?

Die Hauptcharacteristica des Wachstumstypus der *Sertularella*¹⁾ sind: erstens die Zahl 2 als Maximum der von einer Person erzeugten Knospen, zweitens der Anheftungspunkt der Secundärknospe (nicht

Fig. 1.

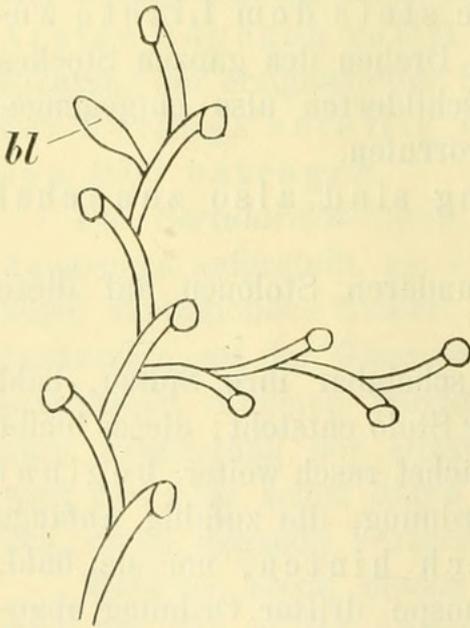


Fig. 1. Der *Sertularella*-Typus.
b Blastostyl.

aber des Blastostyls) gegenüber demjenigen der primären und die hierdurch bedingte Einebnigkeit des Ganzen (Figur 1). Dazu kommt als Grundlage die primäre Knospenfolge nach dem *Obelia*-Typus (Fächelsympodium).

Gehen wir diese Theile des Wachstumsgesetzes einzeln durch:

Den primären Knospungsmodus zu wahren, würde nach dem oben Gesagten keine Unmöglichkeit vorliegen: es wäre hierzu nur nothwendig, dass sich die Stolonen, sobald sie negativ werden, sämtlich in der Ebene des Stockes und abwechselnd nach verschiedenen Seiten wenden. Das ist jedoch keineswegs der Fall; der primäre Knospungstypus wird (bis auf die Bildung eines Sympodiums) vollständig modificirt.

1) H. DRIESCH, Tektonische Studien an Hydroidpolypen I. Die Campanulariden und Sertulariden, in: Jen. Zeitschr. 1889.

Unbekannte Ursachen veranlassen Wendungen in allen möglichen Richtungen, oft hinter einander in derselben Richtung (dann entsteht ein Sichelsymphodium, Fig. 2) etc. etc. Fig. 2 a und 3 zeigen etwas schematisirt beobachtete Verhältnisse; in Fig. 2 b ist die normale, wie gesagt nicht unmögliche, Ausbildungsform des gegebenen Gebildes daneben, gezeichnet.

Fig. 2 a.

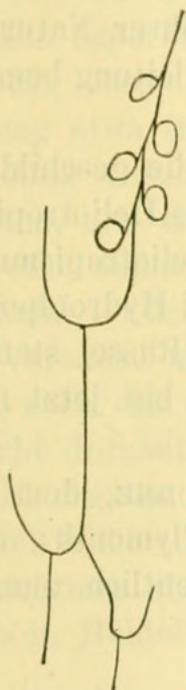


Fig. 2 b.

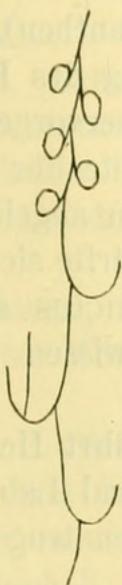


Fig. 3.

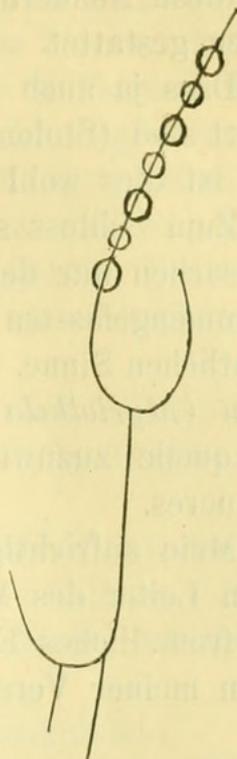


Fig. 2 a. Stoloncomplex an einem nach vorn gerichteten Ast. Stock- und Stolonenebene fallen zufällig zusammen.

Fig. 2 b. Derselbe Complex auf die Norm zurückgeführt.

Fig. 3. Desgl. Die Ebene des Stockes senkrecht auf der Ebene der zufällig in einer Ebene gelegenen Stolonen.

Die Zahlenverhältnisse scheinen bei der Stolobildung gewahrt zu bleiben, die Stellungsverhältnisse der beiden Knospen eines Unterstolo aber ebensowenig wie die primäre Knospenfolge. Beide Knospen stehen an derselben, eben dem Licht zugewendeten Seite.

Das Wesentlichste der im Vorstehenden beschriebenen Verhältnisse scheint mir der Nachweis thierischer heliotropischer Eigenschaften, die denen der Pflanzen ihrer äusseren Erscheinung nach direct vergleichbar sind, zu sein.

Die Entstehung neuer Stolonen an der dem Licht zugewendeten Seite könnte möglicher Weise nicht eine directe Folge der Lichtwirkung, vielmehr ein directer Ausfluss der durch die Wendung bedingten Strukturverhältnisse des erzeugenden Stolo sein, also nur indirect abhängig vom Licht. Jedenfalls ist das Vorkommniss interessant, insofern als es die Aenderung (Variation) einiger Theile des tektonischen Wachstumsgesetzes unter dem Einfluss äusserer Bedingungen zeigt und diese Aenderung wegen der Einfachheit der Verhältnisse zu analysiren gestattet.

Dass ja auch die constituirenden Einheiten in ihrer Natur verändert sind (Stolonen statt Hydranthen), ist in der Einleitung bemerkt; doch ist dies wohl keine Wirkung des Lichtes.

Zum Schluss sei nochmals hervorgehoben, dass die geschilderten Thatsachen nur dem einen Gebiete der gewöhnlich als Heliotropismus zusammengefassten Erscheinungen angehören, dem Heliotropismus im eigentlichen Sinne. Phototaxis dürfte sich ebenfalls bei Hydroïdpolypen finden (*Myriothela phrygia* FABRICIUS scheint ihren Rüssel stets der Lichtquelle zuzuwenden) doch wissen wir hierüber bis jetzt nichts Genaueres.

Mein aufrichtiger Dank gebührt Herrn G. C. BOURNE, dem trefflichen Leiter des Marine Biological Laboratory zu Plymouth; durch sein freundliches Entgegenkommen trug derselbe wesentlich zum Gelingen meiner Versuche bei.

Anhang.

Die von GRABER studirten Erscheinungen lassen sich wohl ungezwungen den phototaktischen LOEB's unterordnen (letzterer nennt sie „heliotropisch“). Es werden also für eine Thierspecies nicht, wie GRABER es für wahrscheinlich hält (Hauptwerk p. 246 und sonst) die einen Farben Lust-, die anderen Unlustfarben sein, sondern das Licht, jede Farbe wirkt auf den einen Theil der Thiere anziehend (photophile Species), auf den anderen abstossend (photophobe Species). „Lichtstimmung“ (STRASBÜRGER) lassen wir hier ausser Acht. Erinnern wir uns nun daran, dass erstens bei Pflanzen und (nach LOEB) Thieren die stärker brechbaren Strahlen eine stärkere richtende Wirkung ausüben als die rothe Strahlengruppe, und dass zweitens

die Wirkung nur eine richtende ist¹⁾, die eventuell stattfindende Bewegung daher, ihrer Richtung nach schon bestimmt, ohne weitere Bedeutung ist (vgl. VERWORN)²⁾; erinnern wir uns aller dieser Dinge, so sind die GRABER'schen Befunde leicht in unserem Sinne zu deuten: das „dunkelholde“ (photophobe) Thier geht bei der Roth-Blau-Wahl in den rothen Bassintheil, nicht weil es eine Vorliebe für das Roth besitzt, sondern weil es vom blauen Licht stärker als vom rothen negativ gerichtet wird und daher sich bewegend ins Rothe hineingeräth.

Die experimentell festzustellende Folge dieser Auffassung würde die sein, dass die rothholden Thiere GRABER's bei einseitig rother Beleuchtung etwa in einem langen, schmalen, an den übrigen Seiten verdunkelten Glaskasten die Lichtquelle, obwohl sie roth ist, fliehen müssten, und umgekehrt blauholde Thiere unter gleichen Umständen die rothe aufsuchen, wofern nicht das Roth einen zu schwachen oder gar keinen Effect äussert.

Versuche mit einigen Thieren, zunächst nach der GRABER'schen, dann nach der eben angeführten Methode ausgeführt, bestätigten diese Ansicht durchaus.

Es ergaben sich bei der Roth-Blau-Wahl als rothhold, bei der Hell-Dunkel-Wahl als dunkelhold und bei einseitiger rother und blauer Beleuchtung (benutzt wurden nahezu monochromatische Gläser von JUNG in Heidelberg) als photophob:

$$\begin{array}{l}
 \textit{Asterina gibbosa}^3) \text{ — } \frac{\text{hell}}{\text{dunkel}} = \frac{16}{65}; \quad \frac{\text{dunkelblau}}{\text{dunkelroth}} = \frac{11}{38}; \\
 \frac{\text{dunkelblau}}{\text{hellroth}} = \frac{9}{23}; \text{ bei rothem einseitigen Licht von 72 Thieren 21 negativ,} \\
 44 \text{ ind., 7 positiv, bei blauem von 82 Thieren 30 neg., 43 ind., 9 pos. —,} \\
 \textit{Polynoë sp.} \text{ — } \frac{\text{hell}}{\text{dunkel}} = \frac{2}{21}; \quad \frac{\text{d. blau}}{\text{d. roth}} = \frac{3}{12}; \text{ bei rothem Licht von} \\
 32 \text{ Thieren 25 neg., 3 ind., 4 pos., bei blauem 27 neg., 1 ind., 4 pos. —,} \\
 \textit{Litorina rudis} \text{ — } \frac{\text{hell}}{\text{dunkel}} = \frac{15}{45}; \quad \frac{\text{d. blau}}{\text{d. roth}} = \frac{8}{22}; \text{ bei rothem Licht von}
 \end{array}$$

1) Wie sich diese bei radiären Thieren äussert, dürfte von Interesse sein zu untersuchen. Bei Echinodermen scheint der Madreporeninter-radius nicht bevorzugt zu sein, vgl. auch PREYER, Die Bewegungen der Seesterne, in: Mittheil. Zool. Stat. Neapel, Bd. 7.

2) VERWORN, Psycho-physiologische Protistenstudien, Jena 1889.

3) Im Gegensatz zu PREYER.

40 Thieren 27 neg., 13 ind.; bei blauem von 37 Thieren 23 neg., 13 ind., 1 pos. — und *Carcinus maenas*. Als photophil erwies sich der von GRABER so genau studirte *Asterias rubens*, und zwar in sehr hohem Maasse auch bei rothem Licht.

Nach dem so erkannten Zusammenhang der von GRABER studirten Erscheinungen mit den Thatsachen der Phototaxis wird seine Methode ihrer grossen Bequemlichkeit wegen ein werthvolles Hülfsmittel bei der Erforschung letzterer bilden können.

Bonn, den 30. September 1889.

Nachtrag.

Während meines Aufenthaltes in Asien erschien das Werk LOEB'S über den „Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen“. Das Vorstehende wird durch dieses Buch in keiner Weise alterirt; vielmehr freut es mich — um nur das hier hervorzuheben —, eine Bestätigung des im Anhang von mir Behaupteten in demselben zu finden.

Jena, 25. April 1890.



Driesch, Hans. 1891. "Heliotropismus bei Hydroidpolyphen." *Zoologische Jahrbücher* 5, 147–156.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/38154>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/189777>

Holding Institution

MBLWHOI Library

Sponsored by

MBLWHOI Library

Copyright & Reuse

Copyright Status: NOT_IN_COPYRIGHT

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.