N° 28. **P. Tardent und U. Morgenthaler.** — Autoradiographische Untersuchungen zum Problem der Zellwanderungen bei *Hydra attenuata* Pall. (Mit einer Textabbildung und 3 Tabellen.)

Zoologisches Institut der Universität Zürich.

a. Einleitung

Bei den Coelenteraten spielen histodynamische Vorgänge im Zusammenhang mit morphogenetischen Prozessen wie Wachstum, Regeneration und vegetativer Vermehrung eine bedeutende Rolle. Von Fall zu Fall stellen sich die Fragen nach dem Ausmass der Zellverlagerungen, nach der Art der wandernden Zellen und den von diesen eingeschlagenen Bahnen. Beobachtungen an in vitro Kulturen von *Tubularia*- Zellen (Martin & Tardent 1963) haben gezeigt, dass praktisch alle Zelltypen dieses Polyps die Fähigkeit besitzen, sich amoeboid fortzubewegen, aber es ist aus methodischen Gründen schwierig, festzustellen, wie die Zellen unter natürlichen Bedingungen von dieser Fähigkeit Gebrauch machen. Unsere Kenntnisse zu diesem Problemkreis stützen sich daher meist auf indirekte Beweisführungen und auf Versuche, durch Aneinanderreihen histologischer Zustandsaufnahmen, dynamische Prozesse zu rekonstruieren.

Zawarzin (1928) und Strelin (1928) hatten als erste festgestellt, dass die im Ektoderm von Hydra lokalisierten interstitiellen Zellen (I-Zellen) und Vorstufen der Nesselzellen (Nematoblasten) durch eine dosierte Röntgenbestrahlung selektiv ausgeschaltet werden können. Diese Tiere, die nach Angabe der Autoren zu keiner Regenerationsleistung mehr befähigt sind, zerfallen einige Wochen nach erfolgter Bestrahlung. Diesem Zerfall kann jedoch, wie Evlakhova (1946) gezeigt hat, Einhalt geboten werden, indem ein Teilstück einer bestrahlten Hydra mit einem gesunden unbehandelten Fragment in Parabiose versetzt wird. Die Strahlungsschäden werden, nach der Auffassung der Autorin deshalb rückgängig gemacht, weil das bestrahlte Fragment mit Wanderzellen, die aus dem unbehandelten Fragment stammen, neu bevölkert wird.

Wir haben diese Versuchsanordnung dazu benützt, um mit der radioaktiven Zellmarkierung die Frage der Herkunft der Regenerationszellen bei Hydra einer erneuten Prüfung zu unterziehen. In dieser Arbeit soll vor allem das Phänomen der Zellwanderung erörtert werden. Die Anordnung, die diesen Untersuchungen zugrunde liegt, ist in Fig. 1 aufgezeichnet. Aus einer distalen, bestrahl-

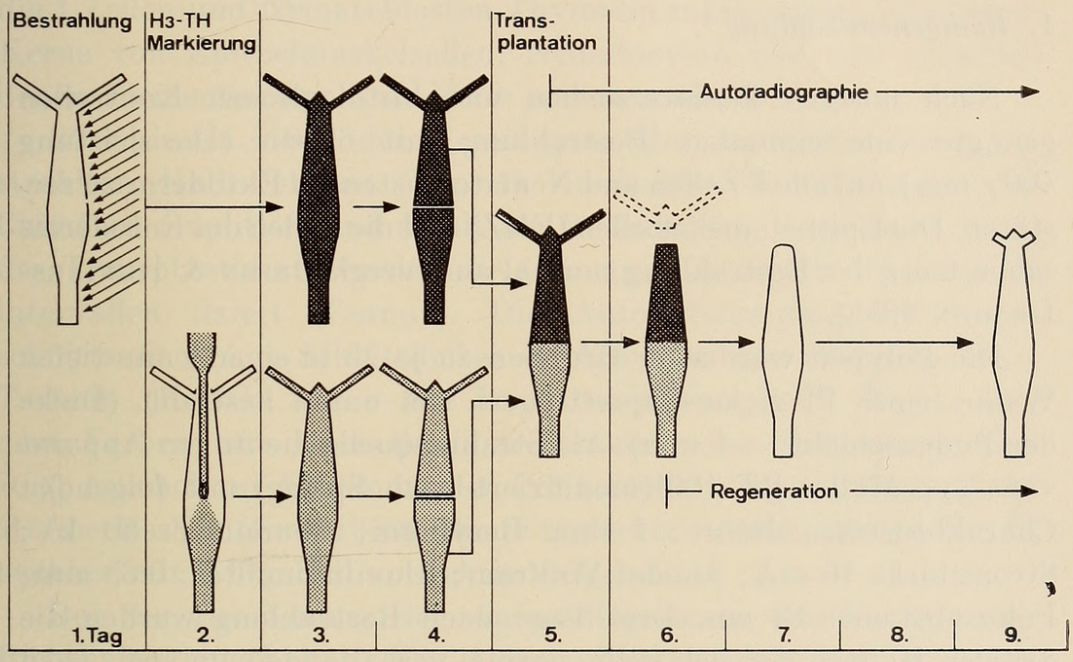

Fig. 1

Versuchsanordnung abgeändert nach Evlakhova (1946)
Erklärung siehe Text S 469

ten Polypenhälfte und einer proximalen Hälfte eines markierten Polyps wird eine Chimäre zusammengesetzt, die sich wie ein normaler Polyp verhält und nach erfolgter Amputation auch Hypostom und Tentakelkranz regeneriert.

Erscheinen in Autoradiogrammen des bestrahlten Teils radioaktiv markierte Zellen, kann mit Sicherheit ausgesagt werden, dass diese aus dem markierten Teil der Chimäre stammen. Gleichzeitig lässt sich mit dieser Anordnung auch feststellen, welche Zelltypen wandern, was für Wege sie dabei benützen und welche von diesen Wanderzellen im distalen Regenerat eingebaut werden.

b. Material und Methode

Als Versuchstiere dienten Polypen der Art *Hydra attenuata* Pall., die aus verschiedenen Klonen isoliert wurden (über Haltung siehe Tardent 1966a). Die für die Bestrahlung resp. ^{3}H-Thymidin-Markierung ausgewählten Individuen waren frei von Gonaden und Knospen.

1. *Röntgenbestrahlung* [1].

Nach unseren Dosisversuchen und histologischen Kontrollen genügte eine einmalige Bestrahlung mit 6500 r (Dosisleistung 400 r/min), um alle I-Zellen und Nematoblasten im Ektoderm zu zerstören. Die Epithelmuskelzellen (EMZ) und die Zellen des Entoderms sahen trotz der Bestrahlung normal aus (vergl. Brien & Reniers-Decoen 1955).

Die Polypen wurden in Gruppen zu je 25 in einer 4 mm tiefen Wanne eines Plexiglas-Objektträgers von unten bestrahlt (Dicke der Bodenschicht = 1 mm). Als Strahlenquelle diente ein Apparat vom Typ Müller RT 100 (modifiziert nach Spring) mit folgenden Charakteristika: Röhre: 1 mm Beryllium; Spannung: 50 kV; Stromstärke 10 mA; Anode: Wolfram; Aluminiumfilter: 0.65 mm; Fokusabstand: 12 cm. Drei Tage nach Bestrahlung wurden die distalen Hälften der sich völlig normal verhaltenden Polypen nach der Methode von Tardent (1966b) auf die komplementären Hälften von nicht bestrahlten, aber ^{3}H-Thymidin markierten Polypen transplantiert (Fig. 1).

2. *^{3}H-Thymidin-Markierung und Autoradiographie.*

Für die Markierung der Zellen wurde ^{3}H-Thymidin [2] verwendet, das stabil in die DNS der Kerne eingebaut wird. Wie Kontrollversuche zeigten (unveröffentlicht), ist Thymidin in der angewendeten Konzentration (0.1 mM) für Hydra unschädlich und

---

[1] Die Bestrahlungen wurden mit der Röntgen-Anlage des Zool. Instituts der ETH durchgeführt. Herrn Prof. H. Ulrich und seinen Mitarbeitern den Herren Dr. F. Würgler und H. Spring danken wir für die Mithilfe und die wertvollen Ratschläge.

[2] New England Nuclear Corp. Boston. 0.1 mM, spez. Aktivität 6.7 c/mM., Thymidin-methyl-^{3}H.

hemmt die morphogenetischen Prozesse nicht. Die Markierung erfolgte nach dem von CAMPBELL (1965) beschriebenen Verfahren, wobei unmittelbar nach erfolgter Fütterung 0.1 µl ^{3}H-Thymidin in den Gastralraum der Hydra injiziert wurden. Drei Tage später, d.h. zum Zeitpunkt der Transplantation waren in der mittleren Körperregion ca. 50% aller Zellkerne des Ektoderms und Entoderms radioaktiv markiert. In Übereinstimmung mit den Beobachtungen von CAMPBELL (1965) hatten im Ektoderm vor allem die I-Zellen und Nematoblasten Thymidin inkorporiert. Aber auch Kerne von Epithelmuskelzellen, Nematocyten und von verschiedenen Elementen des Entoderms waren markiert.

24 Stunden nach der Vereinigung der markierten und bestrahlten Halb-Polypen (Fig. 1) wurde der Tentakelkranz der Chimären amputiert und damit die Regeneration eingeleitet. Nach der Transplantation wurden die Chimären in verschiedenen Zeitintervallen fixiert (Carnoy). Die Autoradiographie der Querschnittserien (4 µ Schnittdicke) erfolgte mit der Stripping-Film-Technik (Kodak AR —10; Expositionsdauer = 10 Tage). Vor dem Färben mit Haemalaun erwies sich eine Behandlung mit 70% Alkohol zur Erhöhung der Permeabilität der Gelatineschicht als unerlässlich (FICQ 1959). Die mitgefärbte Gelatineschicht wurde nachher mit 0.1% HCl vorsichtig aufgehellt.

Bei der Beurteilung der Autoradiogramme wurden folgende Richtlinien eingehalten: Ein kleiner Zellkern (I-Zellen, Nematoblasten) galt erst dann als markiert, wenn er von mindestens 7 Silbergranula, ein grosser (EMZ, Drüsenzellen), wenn er von mindestens 15 Granula überlagert war.

Die Autoradiogramme unvollständig ausgewaschener Schnitte zeigten, dass das Plasma der Zellen im markierten Teil noch ^{3}H-Thymidin oder aus ihm entstandene radioaktive Abbauprodukte enthielt. Dank dieser Plasma-Markierung blieb die Grenze zwischen dem markierten und nicht markierten Teil der Chimäre gut sichtbar. Eine Diffusion von nicht eingebautem Thymidin in den unmarkierten Halbpolypen kann nicht ausgeschlossen werden; aber die vorhandene Menge scheint zu gering, als dass es zu einer die Ergebnisse fälschenden nachträglichen Kernmarkierung kommen könnte.

Bei der Auswertung der Autoradiogramme wurden jeweils die Summen der in zwei benachbarten Schnitten vorhandenen mar-

kierten und nicht-markierten Zellkerne gebildet. Eine Identifizierung der z.T. sehr stark markierten Zellen war besonders im Fall der kleinen Elemente nicht immer möglich, so dass bei der qualitativen Auswertung der Präparate eine Kategorie „fraglich" eingeführt werden musste.

c. Resultate

Da gemäss der Versuchsanordnung (Fig. 1) der Regenerationsprozess erst 24 h nach erfolgter Transplantation einsetzt, bilden die autoradiographisch untersuchten Fälle zwei Gruppen: Die erste umfasst intakte, nicht regenerierende Chimären, die 3, 9, und 20 Stunden nach Transplantation (d.h. vor der Amputation) autoradiographiert wurden; die zweite Gruppe betrifft die Chimären, die 27, 48 und 89 Stunden nach Transplantation (resp. 3, 24 und 65 Std. nach Amputation) untersucht wurden. Die verschiedenen Stadien sind im folgenden mit den entsprechenden Zahlen 3, 9, 20, 27, 48 und 89 gekennzeichnet.

1. *Zellwanderung im bestrahlten Ektoderm der Chimären*

Zur Ermittlung der Zahl der Wanderzellen wurden sämtliche Schnitte aus der bestrahlten, distalen Hälfte der Fälle 3, 9, 20 und 27 auf markierte Zellen hin untersucht. Wie Tabelle 1 zeigt, treten schon kurz nach erfolgter Transplantation markierte Ektoderm-Zellen ins Ektoderm der bestrahlten Polypenhälfte über. Die Zahl der im bestrahlten Teil der Chimäre eingewanderten markierten Zellen (Tab. 1) ist sowohl von der Gesamtzahl der in der markierten Chimärenhälfte verfügbaren Zellen als auch vom Prozentsatz der ursprünglich markierten Elemente abhängig. Um diese beiden Variablen so weit als möglich zu berücksichtigen, musste ein entsprechender Korrekturfaktor geschaffen werden: An zwei aufeinanderfolgenden Schnitten, die 50 μ unterhalb der Operationsstelle lagen, haben wir zunächst das Verhältnis von markierten zu nicht-markierten Zellen bestimmt (Tab. 1). Das an der oberen Hälfte der Chimären beobachtete Total radioaktiver Zellen bezogen wir dann auf einen Standard von 150 markierten (= 50%) und 150 unmarkierten Zellen (Gesamtzellzahl = 300) in den beiden Bezugsschnitten.

TABELLE 1.

Häufigkeiten von ^3H-Thymidin-markierten Zellen im Ektoderm der markierten und bestrahlten Hälften der Chimären (Abb. 1) sowie rel. Zahl der Wanderzellen.

Zeit nach Transplantation	Markierte Hälfte [1]		Bestrahlte Hälfte								
			Absolute Zahl der Wanderzellen [2]								Rel. Zahl d. Wanderzellen [3]
	Zellzahl total	Markierte Zellen	IZ	Nem	Des	Str	Ste	EMZ	?	Total	
3 St. . . .	325	137 = 42%	16	—	3	1	1	—	4	25	28
9 St. . . .	292	129 = 44%	19	2	10	6	—	1	4	42	50
20 St. . . .	331	187 = 57%	106	10	106	3	1	1	4	231	185
27 St. . . .	171	82 = 48%	75	4	22	8	—	—	4	143	206

[1] Zählergebnisse aus je 2 benachbarten Querschnitten aus der markierten Hälfte.

[2] Total der in der ganzen bestrahlten Hälfte festgestellten markierten Zellen (IZ = interstitielle Zellen, Nem = Nematoblasten, Des = Desmonemen, Str = Streptolinen, Ste = Stenothelen, EMZ = Epithelmuskelzellen in unmittelbarer Nähe der Verwachsungsstelle, ? = nicht identifizierbare Zellen).

[3] Bezogen auf 300 Zellen und 50% markierter Kerne in 1.

Wie Tabelle 1 zeigt, setzt das Überwandern markierter Zellen schon 3 Stunden nach erfolgter Transplantation ein. Die „Genesung" des bestrahlten Ektoderms erfolgt also innerhalb kurzer Zeit und beruht auf Einwanderung von Zellen, die sich in der Folge mitotisch vermehren. Aus der Tabelle 1 geht ausserdem hervor, welche Zelltypen sich an dieser Wanderung beteiligen: es sind vor allem I-Zellen und Nematocyten, während EMZ als Wanderzellen nicht ins Gewicht fallen. Diese umfangreichen Zellverschiebungen im Ektoderm erfolgten spontan, d.h. ohne Mithilfe eines durch die Amputation der Tentakel gesetzten Regenerationsstimulus.

Nach der Amputation hält die Einwanderung, ohne beschleunigt zu werden, an. Das Ektoderm der Chimäre 48 wies dank der zugewanderten Zellen wieder eine normale Konstitution auf. Es fanden sich im proximalen Abschnitt der bestrahlten Hälfte nun auch markierte EMZ, von denen angenommen werden muss, dass sie aus eingewanderten I-Zellen hervorgegangen sind. Auffallend ist bei älteren Chimären die erhöhte Teilungstätigkeit der eingewanderten markierten Zellen, was für eine rasche Vermehrung derselben im bestrahlten Bereich zeugt.

Tabelle 2 gibt die Verhältniszahlen markierter und nicht — markierter Zellen im Ektoderm eines 65—stündigen Regenerats wieder, bei dem die erste Tentakelanlage in Form einer kleinen Knospe ausgebildet ist. Auch bei der Beurteilung dieser Auszählungen muss berücksichtigt werden, dass die markierten Zellen nur etwa die Hälfte der effektiv eingewanderten Zellen repräsentieren.

Von den total 389 im Regenerat geprüften Zellen waren 186 markiert. Dies bedeutet, dass mit Sicherheit mehr als die Hälfte der Regeneratszellen aus dem proximalen markierten Bereich zugewandert sind. Dies betrifft, wie Tabelle 2 zeigt, vor allem die I-Zellen und Nematocyten. Von 61 Epithelmuskelzellen des Regenerats sind deren 13 markiert. Auch der Ursprung dieser Zellen kann auf das proximale Transplantat zurückgeführt werden, aber der heutige Stand der Untersuchungen erlaubt uns noch nicht zu sagen, ob sie als differenzierte EMZ zugewandert oder durch eine in situ Differenzierung aus I-Zellen hervorgegangen sind.

2. *Zellwanderung im nicht bestrahlten Ektoderm der Chimären*

Im Anschluss an diese Experimente stellte sich die berechtigte Frage, ob die im Ektoderm beobachtete Zellverschiebung nicht

TABELLE 2.

Häufigkeiten markierter (●) und nicht-markierter (○) Zellen im Ektoderm eines Regenerats mit einer Tentakelknospe (Auswertung von 2 benachbarten Querschnitten).

	IZ		Nem		Des		Str		Ste		?		EMZ		Pyknosen		Total	
	○	●	○	●	○	●	○	●	○	●	○	●	○	●	○	●	○	●
Reg. Tentakel	1	5	—	2	11	11	4	4	6	1	9	12	4	3	—	—	35	38
Reg. ohne Tentakel	16	37	10	9	53	46	19	5	5	1	7	38	44	10	14	—	168	148
Total	17	42	10	11	64	57	23	9	11	2	16	50	38	13	14	—	203	186

Für Abkürzungen siehe Tabelle 1.

die direkte Folge der durch die Bestrahlung verursachten Zellverarmung sei oder ob und in welchem Ausmass diese Invasion auch im Normalfall, d.h. in nicht bestrahlten Chimären, vorkomme. Zur Abklärung dieser Frage wurde die in Fig. 1 gegebene Versuchsanordnung modifiziert: Als distaler Pfropfpartner wurde an Stelle eines bestrahlten ein normaler, nicht bestrahlter Halbpolyp gewählt. Die Autoradiogramme der 3, 9 und 27-stündigen Chimären dieser Kombination zeigen (Tab. 3) in Bezug auf die Menge der eingewanderten Zellen und deren Zusammensetzung keine Unterschiede gegenüber den Chimären mit einer bestrahlten Hälfte. Der einzige Unterschied besteht darin, dass die ins unbestrahlte Ektoderm eingedrungenen Zellen (Chimäre 48) keine mitotische Vermehrungstätigkeit zeigen.

3. *Zellverschiebungen im Entoderm*

Das Ausmass der Zellverschiebungen im Entoderm in distaler Richtung ist, verglichen mit den Zellwanderungen im Ektoderm, sehr viel geringer. Dies gilt sowohl für bestrahlte als auch für unbestrahlte Halbpolypen. In allen den 7 auf Wanderzellen hin untersuchten Fällen konnten in der nicht markierten Region der Chimäre nur 13 markierte Zellen im Entoderm nachgewiesen werden, unter denen sich 3 Nematocyten sowie 10 nicht identifizierbare Zellen befanden. Da letztere in der Nähe der Mesogloea lagen, ist nicht ausgeschlossen, dass es sich um I-Zellen handelt, die aus dem Ektoderm ins Entoderm eingewandert sind. Vereinzelte markierte Epithelmuskelzellen und Drüsenzellen traten im bestrahlten und nicht bestrahlten Fragment der Chimäre erst 89 Stunden nach der Transplantation in der unmittelbaren Nachbarschaft der Verwachsungsnaht auf.

d. Diskussion

Die vorliegenden Untersuchungen, über die an einer andern Stelle ausführlicher berichtet werden soll, bestätigen die von Evlakhova (1946) und Brien und Reniers-Decoen (1955) veröffentlichten Beobachtungen, nach denen bei Hydra die durch Röntgenbestrahlung erzeugten Schäden durch eine Parabiose mit unbestrahlten, gesunden Fragmenten rückgängig gemacht werden können.

TABELLE 3.

Häufigkeiten von ^3H-Thymidin-markierten Zellen im Ektoderm der markierten, nicht bestrahlten Hälften der Chimären, sowie rel. Zahl der Wanderzellen (Erläuterungen siehe Tabelle 1).

Zeit nach Transplantation	Markierte Hälfte [1]		Nicht markierte, unbestrahlte Hälfte								
			Absolute Zahl der Wanderzellen [2]								Rel. Zahl der Wanderzellen [3]
	Zellzahl total	Markierte Zellen	IZ	Nem	Des	Str	Ste	EMZ	?	Total	
3 St.	437	41%	4	—	1	—	—	—	—	5	3,8
9 St.	440	50%	46	2	13	3	—	—	—	64	43
27 St.	354	33%	137	4	56	8	—	—	8	231	273

Diese „Heilung" beruht, wie hier auf Grund der Verlagerungen von markierten Zellen demonstriert werden konnte, auf einer Neubevölkerung der bestrahlten Abschnitte durch interstitielle Zellen und Nematocyten, die einzeln in distaler Richtung in das Ektoderm des behandelten Fragments eindringen und diesem wieder seine normale histologische Konstitution verleihen. Die Wanderung ist aktiv und erfolgt entlang der Mesoglœa, d.h. an der Basis der Epithelmuskelzellen. Dieser Befund bestätigt die von TARDENT und EYMANN (1959) an regenerierenden Hydrocauli von *Tubularia* gemachten Beobachtungen. Im Entoderm waren keine vergleichbaren Zellbewegungen festzustellen, was vermuten lässt, dass die strahlungsbedingten Schäden in dieser Schicht zu einem späteren Zeitpunkt durch Wanderzellen oder möglicherweise dank eines ganz anderen Prinzips behoben werden.

Bemerkenswert ist die Tatsache, dass die nach Transplantation im Ektoderm beobachteten Zellverlagerungen spontan, d.h. auch ohne einen durch Traumatisierung verursachten Regenerationsstimulus einsetzen. Welche Faktoren dabei auslösend und richtungsgebend wirken, ist noch unbekannt. Sicher ist aber, dass es sich nicht um Faktoren handelt, die mit der Bestrahlung oder deren Folgen in kausalem Zusammenhang stehen, denn es konnte gezeigt werden, dass eine ebenso intensive Distal-Wanderung von I-Zellen und Nematocyten einsetzt, wenn an Stelle von bestrahlten nichtbestrahlte normale Transplantationspartner verwendet werden. Es ist deshalb anzunehmen, dass derart umfangreiche und ausgedehnte Zellwanderungen von Ektodermzellen zu den normalen Erscheinungen einer Hydra gehören. Ausser der von BRIEN (1953) im Zusammenhang mit dem normalen Wachstum postulierten disto-proximalen Zellverlagerungen gibt es also im Ektoderm ausgedehnte Zellverschiebungen in entgegengesetzter, d.h. proximodistaler Richtung. Damit ist das „Fliessgleichgewicht" d.h. das harmonische Zusammenspiel einzelner histodynamischer Prozesse, die Grösse und Gestalt der Hydra bestimmen, wohl um ein Bewegungselement reicher, aber nicht verständlicher geworden.

e. ZUSAMMENFASSUNG

1. Werden bei *Hydra attenuata* Pall. zwei komplementäre Polypenhälften zur Verwachsung gebracht, von denen die proximale

mit ^{3}H- Thymidin markiert, die distale mit 6500 r bestrahlt resp. nicht bestrahlt wurde, setzt im Ektoderm sofort eine intensive Distal-Wanderung von markierten I-Zellen und Nematocyten ein. Die Epithelmuskelzellen des Ektoderms und die Elemente des Entoderms beteiligen sich an dieser Wanderung nicht.

2. Die individuelle und aktive Wanderung der erwähnten Zellen entlang der Mesoglöa erfolgt spontan, d.h. auch ohne Regenerations-Stimulus. Sie hat zur Folge, dass die bestrahlten Fragmente ihre normale histologische Konstitution rasch wiedererlangen.

3. Das Ektoderm von distalen, im nicht markierten Teil der Chimäre entstehenden Regeneraten, weist einen hohen Prozentsatz zugewanderter markierter Zellen auf, unter denen I-Zellen und Nematocyten den Hauptanteil bilden.

Résumé

1. Lorsqu'une moitié proximale d'un polype de *Hydra attenuata* Pall. qui a été marqué à la thymidine tritiée est greffée à une moitié distale, traitée ou non traitée aux rayons X, cette dernière subit une invasion de cellules marquées provenant de la moitié basale. Cette migration en direction distale, à laquelle participent les cellules interstitielles et les nématocytes, est pourtant limitée à la couche ectodermique. Les cellules endodermiques n'y participent pas.

2. Les cellules migratrices se déplacent d'une manière active et individuelle le long de la mésoglée. Ce phénomène reconstituant l'aspect normal de la partie irradiée est déclenché spontanément et ne nécessite pas un stimulus traumatique.

3. L'ectoderme des régénérats se développant dans la partie non marquée de la chimère contient un pourcentage élevé de cellules marquées parmi lesquelles prédominent les cellules interstitielles et les nématocytes.

Summary

1. If in *Hydra attenuata* Pall. an irradiated or normal distal half of a polyp is grafted onto a complementary proximal half which

previously has been labeled with tritiated Thymidin the ectoderm of the distal non labeled section of the chimaera is invaded by labeled interstitial cells and nematocytes. Epithelio-muscular cells of the ectoderm and entodermal cells do not participate in this distal migration.

2. The active migration of the mentioned cells occurring along the mesoglea is spontaneous and does not need the releasing stimulus of a distal amputation. As a result of this migration irradiated fragments regain quickly their normal histological aspect.

3. The ectoderm of distal regenerates of the non-labeled section contains a high percentage of labeled interstitial cells, nematocytes and epithelio-muscular cells.

LITERATURVERZEICHNIS

Brien, P. 1953. *La perennité somatique.* Biol. Rev. 28: 308-349.

— et M. Reniers-Decoen. 1955. *La signification des cellules interstitielles des Hydres d'eau douce et le problème de la réserve embryonnaire.* Bull. Biol. 89: 258-325.

Campbell, R. C. 1965. *Cell proliferation in Hydra: an autoradiographic approach.* Science 148: 1231-1232.

Evlakhova, V. F. 1946. *Form-building migration of regenerative material in Hydra.* C. R. (Doklady) Acad. Sci. URSS 53: 369-372.

Ficq, A. 1959. *Autoradiography in:* J. Brachet, The Cell Vol. I. Academic Press New York 65-90.

Martin, R. und P. Tardent. 1963. *Kultur von Hydroiden-Zellen in vitro.* Rev. suisse Zool. 70: 312-316.

Strelin, G. S. 1928. *Röntgenologische Untersuchungen an Hydren.* Roux' Arch. 115: 27-51.

Tardent, P. 1966a. *Zur Sexualbiologie von Hydra attenuata Pall.* Rev. suisse Zool. 73: 357-381.

— 1966b. *Experimente zur Frage der Geschlechtsbestimmung bei Hydra attenuata Pall.* Rev. suisse Zool. 73: 481-492.

— und H. Eymann. 1959. *Experimentelle Untersuchungen über den regenerationshemmenden Faktor von Tubularia.* Roux' Arch. 151: 1-37.

Zawarzin, A. A. 1928. *Röntgenologische Untersuchungen an Hydren. I. Die Wirkung der Röntgenstrahlen auf die Vermehrung und Regeneration von Pelmatohydra oligactis.* Roux' Arch. 115: 1-26.

Tardent, P. and Morgenthaler, U. 1966. "Autoradiographische Untersuchungen zum Problem der Zellwanderungen bei Hydra attenuata Pall." *Revue suisse de zoologie* 73, 468–480. https://doi.org/10.5962/bhl.part.75833.

View This Item Online: https://www.biodiversitylibrary.org/item/126811
DOI: https://doi.org/10.5962/bhl.part.75833
Permalink: https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/75833

Holding Institution
Smithsonian Libraries and Archives

Sponsored by
Biodiversity Heritage Library

Copyright & Reuse
Copyright Status: In Copyright. Digitized with the permission of the rights holder.
Rights Holder: Muséum d'histoire naturelle - Ville de Genève
License: http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/
Rights: https://www.biodiversitylibrary.org/permissions/

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.

This file was generated 21 September 2023 at 18:20 UTC