

LITERATUR

- BRINCKMANN-VOSS, A. 1970. *Anthomedusae/Athecatae (Hydrozoa, Cnidaria) of the Mediterranean. Part I. Fauna e Flora del Golfo di Napoli*, 39. Mon.
- BULLOCK, T. H. und G. A. HORRIDGE, 1965. *Structure and function in the nervous Systems of Invertebrates*. Freeman and Co., San Francisco and London.
- RUSHFORTH, N. B., A. L. BURNETT und R. MAYNARD. 1963. *Behaviour in Hydra: Contraction responses of Hydra pirardi to mechanical and light stimuli*. Science 139: 760—761.
- TARDENT, P. und F. STÖSSEL. 1971. *Die Mechanorezeptoren von Coryne pintneri, Sarsia reesi und Cladonema radiatum (Athecata, Capitata)*. Rev. Suisse Zool. 78, 680—688.

N^o 35. **M. Borner** und **P. Tardent**¹. — Der Einfluss von Licht auf die Spontanaktivität von *Hydra attenuata* Pall.
(Mit 3 Textabbildungen)

Zool. Institut, Universität Zürich.

1. EINLEITUNG

Schon HAUG (1933) hatte darauf aufmerksam gemacht, dass die Süßwasserhydra bei konstanten Aussenbedingungen ein als Spontanaktivität zu bezeichnendes Verhalten zeigt. Dieses manifestiert sich in einer mehr oder weniger regelmässigen Folge von Kontraktionen der Rumpfsäule und der Tentakel. Zwischen zwei Kontraktionen, die durch Streckungsphasen rückgängig gemacht werden, liegen Intervalle in der Grössenordnung von 10 Minuten. Nach der Klassifikation von SOLLBERGER (1965) handelt es sich hier um Spontanrhythmen mit rascher Frequenz (microrhythmus, Periode < 1 h).

Im Zusammenhang mit diesem rhythmischen Verhalten konnten PASSANO und McCULLOUGH (1962, 1963) am Rumpf von *Hydra* zwei verschiedene Muster

¹ Diese Arbeit wurde mit der Unterstützung des „Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung“ (Gesuch 3.205.69) durchgeführt.

von elektrischen Potentialen ableiten, die zwei räumlich getrennten Schrittmacherzentren zugeordnet werden. Das eine Zentrum hat seinen Sitz im Fuss, das andere im Bereich des Hypostoms. Durch Lichteinwirkung wird die Tätigkeit des hypostomialen Schrittmachers gehemmt, die des anderen verstärkt.

Anhaltspunkte für die Existenz von Photorezeptoren bei *Hydra* gibt es vorläufig keine. Die vorliegende Arbeit vergleicht zunächst die Kontraktionsabläufe, wie sie auf Grund der spontanen Aktivität und in Folge von photischen, elektrischen und mechanischen Reizen erfolgen. Im zweiten Teil wird untersucht, in welchem Ausmass die spontane Kontraktionsrhythmik durch langfristige Veränderungen der Belichtungsbedingungen beeinflusst werden kann.

2. MATERIAL UND METHODE

Alle Versuche wurden mit *Hydra attenuata* Pall. (TARDENT, 1966) durchgeführt. Die aus Laborzuchten stammenden Polypen wurden 24 Stunden vor Versuchsbeginn zum letzten Mal gefüttert.

Die Belichtungsversuche wurden mit der von TARDENT und FREI (1969) beschriebenen Versuchsanordnung durchgeführt. Die Versuchstiere sassen in einem Plexiglasaquarium auf einer Platinelektrode, die 3 cm von der indifferenten Elektrode entfernt stand. Es wurde Gleichstrom (3 V/0,5 mA) und sinusförmiger Wechselstrom (20 Hz/3 V/0,5 mA) verwendet. Das Verhalten der Tiere wurde mit einer Bolex H 16 Filmkamera registriert. Um möglichst alle störenden Einflüsse ausschalten zu können, wurde die Leitung der Versuche einem automatischen Steuergerät übertragen.

3. RESULTATE

a) Der Kontraktionsverlauf

Aus der Analyse der Kontraktionsverläufe (3.5 Bilder/sec.) ergaben sich zwei deutlich voneinander unterscheidbare Kontraktionstypen (Abb. 1):

- Als Reaktion auf elektrische (Gleichstrom, Wechselstrom) sowie starke mechanische Reize (Berührung des Polypen) erfolgt die Kontraktion der Rumpfsäule sehr rasch und kontinuierlich (Abb. 1 c, d, e). Die Zeit zwischen Reizsetzung und Erreichen des maximalen Kontraktionszustandes beträgt 3 Sekunden. Die Latenzzeit liegt im Bereich von Sekundenbruchteilen. Eine Ausnahme bildet die Reizung mit Gleichstrom (Abb. 1 d), wo sie sich über einige Sekunden erstreckt.

Die in Folge von Lichtreizen (TARDENT und FREI, 1969) und im Rahmen der Spontanaktivitäten auftretenden Kontraktionen (Abb. 1 a, b) verlaufen diskontinuierlich, d.h. stufenweise und erstrecken sich über 20 bis 25 Sekunden. Bei Lichtreiz beträgt die Latenzzeit ca. 6 Minuten (siehe S. 700).

Dieses unterschiedliche Verhalten deutet auf die Existenz zweier verschiedener Rezeptor-Effektor-Systeme. Andererseits legt die Übereinstimmung zwischen den

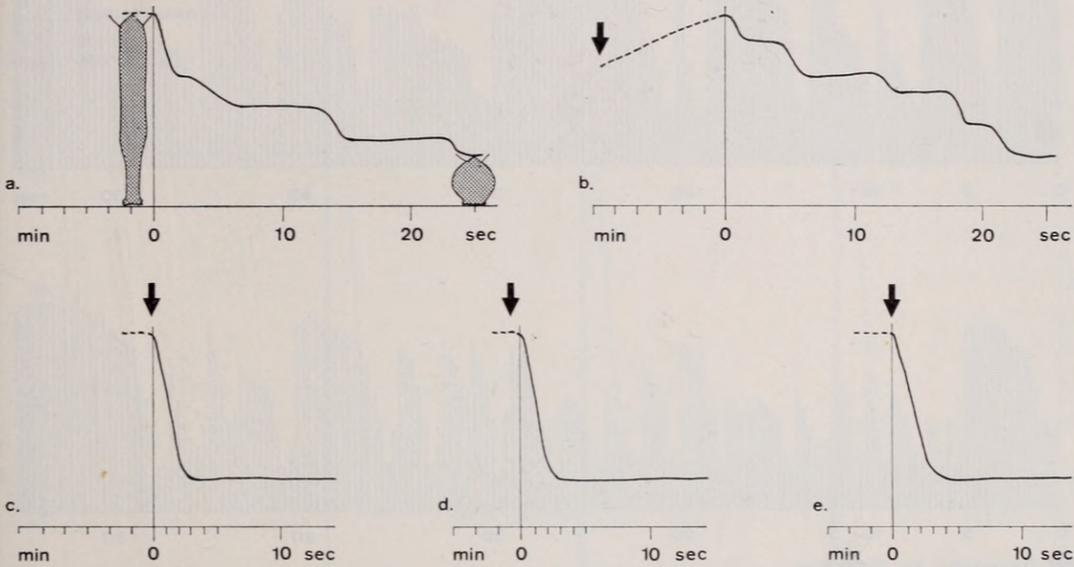


ABB. 1.

Analyse der Kontraktionsverläufe von *H. attenuata*. a) Spontankontraktion; b) Kontraktion auf Lichtreiz; c) auf Wechselstrom; d) auf Gleichstrom; e) auf Berührung. Die Pfeile bezeichnen den Zeitpunkt der Reizsetzung.

Verläufen der Spontankontraktionen und der Beantwortung von Lichtreizen die Vermutung nahe, dass letztere lediglich das Muster der Spontankontraktionen verändern, indem sie diesem einen neuen Rhythmus aufzwingen. Diese Vermutung ist Gegenstand der folgenden Versuchsreihe.

b) Spontanaktivität und Licht

Bei Hydren, die während mindestens 24 Stunden konstanten Belichtungsbedingungen (3000 Lux) ausgesetzt sind, manifestiert sich eine mehr oder weniger regelmässige Kontraktionsrhythmik (Abb. 2 A), deren Phasenlänge individuellen Schwankungen unterworfen ist, und die sich beim gleichen Individuum in Zeiträumen von Tagen verändern kann.

Werden Polypen, die während 24 Stunden unter Lichtabschluss gehalten wurden, plötzlich und andauernd mit 3000 Lux belichtet, so verändert sich die Aktivität wie folgt (Abb.2 B₁, B₂): Während der ersten 6 auf den Belichtungswechsel folgenden Minuten strecken sie sich stark aus, wobei meistens die Tentakel

in der Körperlängsachse zusammengeschlagen werden (vergl. PASSANO und McCULLOUGH, 1964). In diesem Zeitraum konnte nie eine spontan erfolgende Kontraktion beobachtet werden. Wohl aber kann das Tier in diesem Zustand durch andere (mechanische oder elektrische) Reize zur Kontraktion veranlasst

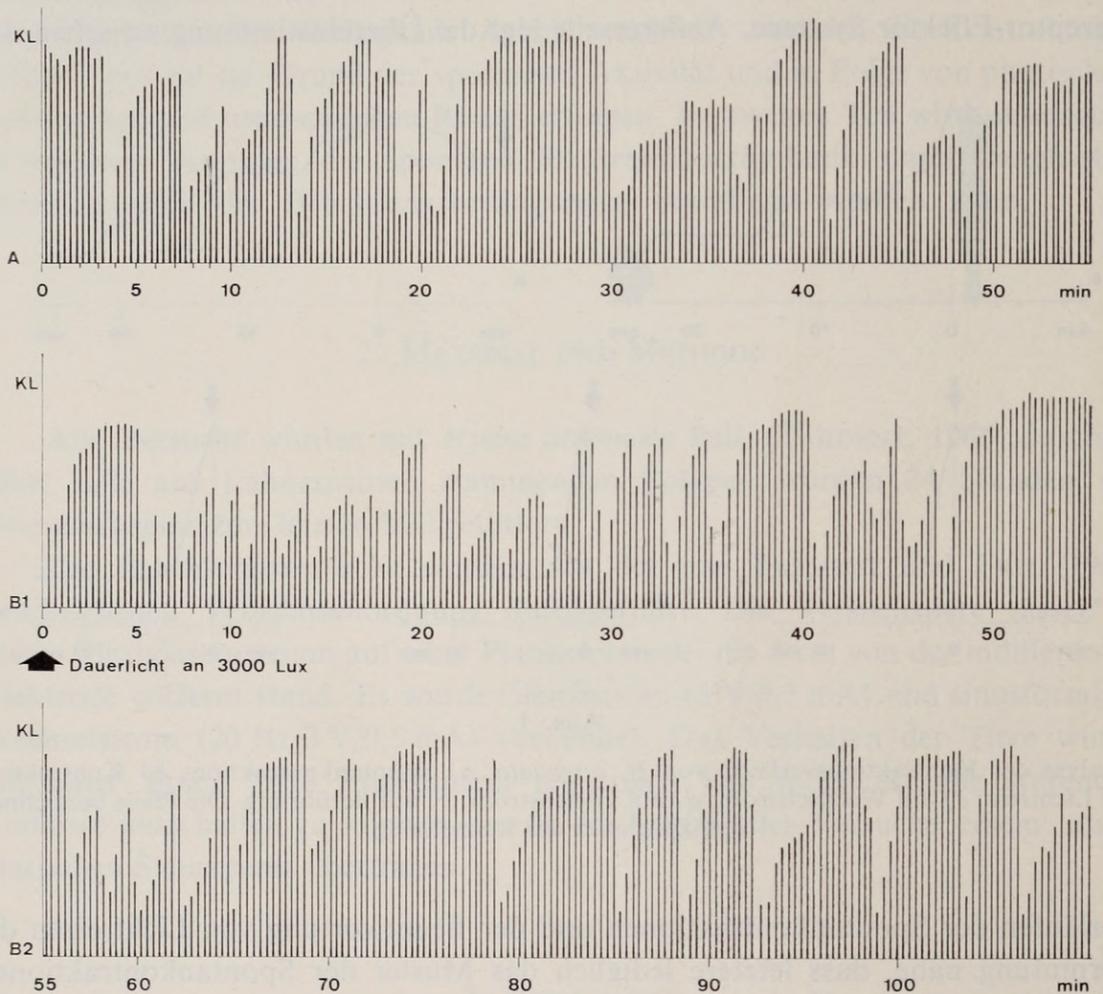


ABB. 2.

A) Protokoll der Spontankontraktionen einer *Hydra*, die einer Dauerbelichtung von 3000 Lux ausgesetzt war. B) Verhalten eines dunkel-adaptierten Polypen nach Einsetzen (Pfeil) der Dauerbelichtung (3000 Lux) (KL = Körperlänge).

werden. Das Ausbleiben von Spontankontraktionen weist darauf hin, dass die für die Spontanaktivität verantwortlichen Zentren nach plötzlicher Veränderung der Belichtungsintensität während mindestens 6 Minuten gehemmt werden (PASSANO und McCULLOUGH, 1964).

Diese relativ lange Streckungsphase wird nun bei immer gleichbleibender Belichtungsintensität von einer Serie aufeinanderfolgender Kontraktionen, die sich in Abständen von 2—3 Minuten folgen, abgelöst. Diese Kontraktionsfrequenz von 20 bis 30 pro Stunde (Hyperaktivität) ist etwa 3 mal höher als die

der Spontanaktivität. Ca. 30 Minuten nach dem Einsetzen des anhaltenden Lichtreizes (3000 Lux) kommt es zu einer allmählichen Verlangsamung der Frequenz, die sich nach und nach einer Spontanfrequenz von 8—10 Kontraktionen pro Stunde angleicht. Diese Frequenz scheint charakteristisch für Tiere zu sein, die einem Dauerlicht von 3000 Lux ausgesetzt sind.

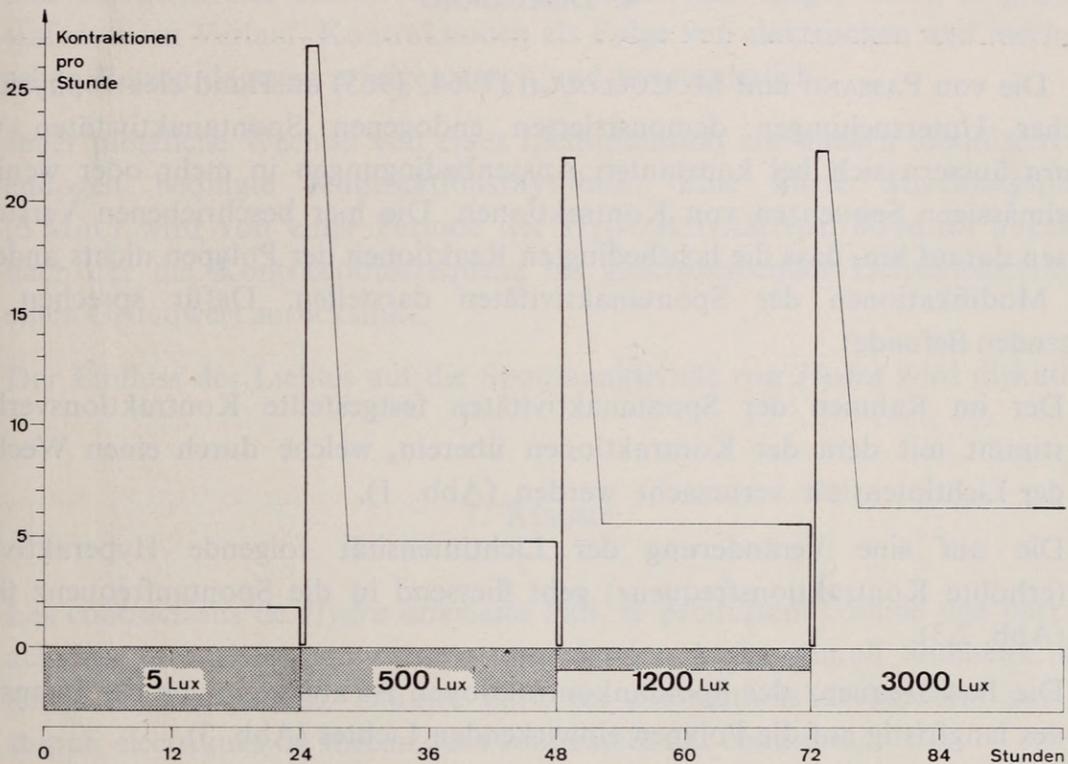


ABB. 3.

Veränderungen der durchschnittlichen Kontraktionsfrequenzen (Zahl der Kontraktionen pro Stunden) von 20 Polypen infolge stufenweiser Erhöhung der Lichtintensität. Dauer jeder Intensitätsstufe 24 h. Beobachtung 1 h. vor und 1 h. nach Intensitätswechsel. Der dazwischen liegende Kurvenverlauf wurde aus vorhergehenden Versuchen rekonstruiert.

Es stellt sich nun die Frage, ob diese Spontanfrequenz oder Basisfrequenz für das Individuum eine von den Belichtungsbedingungen unabhängige Konstante darstellt, oder ob sie durch langfristige Veränderungen der Lichtintensität beeinflussbar ist. Zur Prüfung dieser Frage wurden die Polypen stufenweise, d.h. in Abständen von 24 Stunden steigenden Lichtintensitäten ausgesetzt (Abb. 3). Während je 24 Stunden wirkte rotes Licht von 5 Lux, weisses Licht von 500, 1200 resp. 3000 Lux ein. Wie aus Abb. 3 hervorgeht, hat jede Intensitätserhöhung von einer Lichtstufe zur nächsthöheren einen kurzfristigen, starken Anstieg der Kontraktionsfrequenz zur Folge (siehe auch Abb. 2). Dies bedeutet, dass sich diese relativ kurze Phase der Hyperaktivität nicht nur beim Übergang von Dunkel zu Hell, sondern in gleicher Weise bei jeder plötzlichen Steigerung der Licht-

intensität einstellt. Nach einer jeden dieser hyperaktiven Phasen sinkt die Kontraktionsfrequenz wieder auf eine Basisfrequenz zurück, deren Werte aber mit der Erhöhung der Lichtstufen ebenfalls ansteigen. Die Frequenz der Spontankontraktionen wird also durch steigende Lichtintensitäten signifikant erhöht.

4. DISKUSSION

Die von PASSANO und McCULLOUGH (1964, 1965) an Hand elektrophysiologischer Untersuchungen demonstrierten endogenen Spontanaktivitäten von *Hydra* äussern sich bei konstanten Aussenbedingungen in mehr oder weniger regelmässigen Sequenzen von Kontraktionen. Die hier beschriebenen Versuche weisen darauf hin, dass die lichtbedingten Reaktionen der Polypen nichts anderes als Modifikationen der Spontanaktivitäten darstellen. Dafür sprechen die folgenden Befunde:

1. Der im Rahmen der Spontanaktivitäten festgestellte Kontraktionsverlauf stimmt mit dem der Kontraktionen überein, welche durch einen Wechsel der Lichtintensität verursacht werden (Abb. 1).
2. Die auf eine Veränderung der Lichtintensität folgende Hyperaktivität (erhöhte Kontraktionsfrequenz) geht fliessend in die Spontanfrequenz über (Abb. 2,3).
3. Die Basisfrequenz der Spontankontraktionen ist abhängig von der Intensität des langfristig auf die Polypen einwirkenden Lichtes (Abb. 3).

Diese Befunde scheinen einen Widerspruch zu den von RUSHFORTH, BURNETT und MAYNARD (1963) und TARDENT und FREI (1969) veröffentlichten Beobachtungen zu beinhalten. Diese sagen aus, dass es bei *Hydra* keine Habituation auf Lichtreize gibt. Die erwähnten Autoren haben jedoch mit rasch alternierenden Hell-Dunkel-Phasen gearbeitet. Mit diesem Verfahren können die den Lichtwechsel mit einer Beschleunigung der Kontraktionsrhythmik beantwortenden Polypen beliebig lange im Zustand der Hyperaktivität stabilisiert werden. Dieser wird ja von jedem plötzlichen Wechsel von einer Lichtintensität zur andern hervorgerufen (Abb. 3). Es gibt demnach keine Habituation bezüglich der Reaktionen auf Intensitätswechsel, aber es kommt zu einer Habituation gegenüber einer über längere Zeit unverändert einwirkenden Lichtintensität. Die Habituation ist hier gleichbedeutend mit der Rückkehr von der durch den Intensitätswechsel bedingten Hyperaktivität zur Grundfrequenz der spontanen Kontraktionen (Abb. 3).

Diese Befunde, die noch einer elektrophysiologischen Analyse bedürfen, lassen sich durchaus in das von PASSANO und McCULLOUGH (1963) postulierte

Modell einbauen, das sich auf 2 durch Licht beeinflussbare Schrittmachersysteme stützt.

5. ZUSAMMENFASSUNG

1. Die bei *Hydra attenuata* Pall. im Rahmen der endogenen Aktivitätsrhythmik und auf Lichtreize hin erfolgenden Kontraktionen zeigen einen langsamen, stufenweisen Verlauf. Kontraktionen als Folge von elektrischen und mechanischen Reizen dagegen erfolgen rasch und kontinuierlich.
2. Jeder plötzliche Wechsel von einer Lichtintensität zur andern modifiziert die endogen bedingte Kontraktionsrhythmik: Eine kurze Streckungsphase (6 Min.) wird von einer Periode der Hyperaktivität (ca. 30 Min.) abgelöst, nach der die Kontraktionsfrequenz bei gleichbleibender Lichtintensität auf einen Grundwert zurücksinkt.
3. Der Einfluss des Lichtes auf die Spontanaktivität von *Hydra* wird diskutiert.

7. RÉSUMÉ

1. Les contractions de *Hydra attenuata* Pall. se produisant comme une part des activités spontanées, ou comme une réaction à des stimuli lumineux, sont lentes et discontinues. D'autre part, les contractions déclanchées par des stimuli électriques ou mécaniques sont rapides et continues.
2. Tout changement soudain d'une intensité lumineuse à une autre modifie la séquence des contractions spontanées d'une manière typique: Une période brève (6 min.) au cours de laquelle le polype s'étend est suivie d'une séquence accélérée de contractions durant environ 30 minutes. Si l'intensité lumineuse reste inchangée, cette hyperactivité revient graduellement à la fréquence basique des contractions spontanées.
3. L'influence de la lumière sur l'activité spontanée de l'hydre est discutée.

6. SUMMARY

1. Contractions of *Hydra attenuata* Pall. occurring as part of the spontaneous activities or as a reaction to light-stimuli are slow and discontinuous. Contractions released by electrical or mechanical stimuli on the other hand are fast and continuous.

2. Every sudden change from one light intensity to another modifies the sequence of spontaneous contractions in a typical manner: A short period (6 min.) during which the polyp expands is followed by an accelerated sequence of contractions, lasting about 30 min. If the light intensity remains unchanged this hyperactivity gradually returns to a basic frequency of spontaneous contractions.
3. The influence of light upon the spontaneous activity of hydra is discussed.

LITERATUR

- HAUG, G. 1933. *Die Lichtreaktionen der Hydren*. Z. vergl. Physiol. 19: 246-303.
- PASSANO, L. M. 1962. *Neurophysiological study of the coordinating systems and pacemakers of hydras*. Amer. Zool. 2: 200.
- und C. B. McCULLOUGH. 1962. *The light response and the rhythmic potentials of Hydra*. Proc. nat. Acad. Sci. Wash. 48: 1376—1382.
- 1963. *Pacemakers hierarchies controlling the behaviour of hydras*. Nature 199: 1174—1175.
- 1964. *Co-ordinating systems and behaviour in Hydra I*. J. exp. Biol. 41: 643—664.
- 1965. *Co-ordinating systems and behaviour in Hydra II*. J. exp. Biol. 42: 205—231.
- RUSHFORTH, N. B., A. L. BURNETT und R. MAYNARD. 1963. *Behaviour in Hydra: Responses of Hydra pirardi to mechanical and light stimuli*. Science 139: 760—761.
- SOLLBERGER, A. 1965. *Biological rhythm research*. Elsevier Publ. Co., Amsterdam.
- TARDENT, P. 1966. *Zur Sexualbiologie von Hydra attenuata Pall.* Rev. Suisse Zool. 73: 357—381.
- und E. FREI. 1969. *Reaction patterns of dark-and-light adapted Hydra to light stimuli*. Experientia 25: 265—267.



Borner, Markus and Tardent, P. 1971. "Der Einfluss von Licht auf die Spontanaktivität von *Hydra attenuata* Pall." *Revue suisse de zoologie* 78, 697–704. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.97067>.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/138401>

DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.part.97067>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/97067>

Holding Institution

American Museum of Natural History Library

Sponsored by

BHL-SIL-FEDLINK

Copyright & Reuse

Copyright Status: Public domain. The BHL considers that this work is no longer under copyright protection.

Rights Holder: Muséum d'histoire naturelle - Ville de Genève

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>.