

# Die Drüsengebilde der Ophiuren.

Von

Dr. August Reichensperger.

(Aus dem zoologischen und vergl.-anatomischen Institut der Univers. Bonn.)

---

Mit Tafel XI, XII und 5 Figuren im Text.

---

## Einleitung.

Wenn wir im folgenden die Drüsen der Schlangensterne einer eingehenden Untersuchung unterziehen, so geschieht dies, um der Lösung zweier Probleme näher zu treten. — Es handelt sich einmal um die Frage, auf welche Weise das Leuchten verschiedener Arten hervorgerufen wird, und ferner darum, eine in etwas befriedigende Erklärung zu finden für die Locomotion, speziell für die Kletterfähigkeit vieler Ophiuren.

Über die Drüsen der Asteriden und Echiniden liegen mehrere Arbeiten vor; CUÉNOT, HAMANN, BARTHELS untersuchten dieselben. Bei den Ophiuren sind Drüsen hisher nicht gefunden, mit alleiniger Ausnahme des Genus *Ophiomastix*. Hier stellte HAMANN, 1889, S. 29, und 1900, S. 787, im Epithel der seltsamen Keulenstacheln Drüsen fest, deren Vorhandensein LUDWIG bestätigte. Es wäre nun merkwürdig, wenn bei unsern Tieren, von denen gar manche reichlich Secret produzieren — ich erinnere nur an die schlüpfrige *Ophiomyxa pentagona* —, im übrigen keine Drüsenzellen vorkommen sollten, während doch die nahe verwandten Klassen vielfach überreich mit solchen epidermoidalen Bildungen ausgestattet sind.

Während meines Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Neapel im Winter 1906 ging mein Bestreben dahin, möglichst viele Arten im Mittelmeer heimischer Schlangensterne zu untersuchen, teils lebend, teils an auf mannigfaltigste Weise konserviertem Material. Am zoologischen Institut zu Bonn wurden die Untersuchungen fortgesetzt. Herr Geheimrat LUDWIG stellte mir dort eine Reihe weiterer

Ophiuren zur Verfügung, welche die Verallgemeinerung einiger Resultate möglich machten. Dazu kamen noch mehrere von mir in früherer Zeit gesammelte Schlangensterne, so daß im ganzen 20 Arten aus den verschiedensten Familien bearbeitet werden konnten. Eine kurze Übersicht derselben sei hier gegeben, und zwar in der Reihenfolge, wie sie im System der Ophiuroidea von MEISSNER in »BRONNS Klassen und Ordnungen«, Bd. II, 3. Abt. Echinodermen, S. 911 aufgeführt sind. Untersucht wurden folgende Arten:

### Ordo I. Zygophiuræ.

1. Fam.: Ophiidermatidae.

*Ophioderma junuarii* Ltk., — *lacertosum* (Lm.).

2. Fam.: Ophiolepididae.

*Ophiomusium spec.*; *Ophiura ciliata* (Retz), — *tumulosa* Ltk. Mrtsn.

3. Fam.: Amphiuroidae.

*Ophiopholis aculeata* (L.); *Ophiactis virens* Sars; *Amphiura chiajei* Forb., — *filiiformis* (Müll.), — *squamata* (Chiaje). *Ophiocnida brachiata* (Mont.); *Ophiopsila annulosa* (Sars), — *aranea* Forb.

6. Fam.: Ophiocnidae.

*Ophiocoma nigra* (Abildg.), — *scolopendrina* (Lm.); *Ophiomastix annulosa* Lm.

7. Fam.: Ophiotrichidae.

*Ophiotrichis echinata* (Chiaje), — *fragilis* (Abildg.).

### Ordo II. Streptophiuræ.

8. Fam.: Ophiomyxidae.

*Ophiomyxa pentagona* (Lm.).

### Ordo III. Cladophiuræ.

9. Fam.: Astrophytidae.

*Gorgonocephalus arborescens* (M. T.).

Unter den aufgezählten Arten befinden sich mehrere mit starkem Luminescenzvermögen, die ich im ersten Teil der Abhandlung besprechen möchte. Es sind dies die beiden Ophiopsilen, *annulosa* und *aranea*, sowie zwei Amphiuroiden, nämlich *filiiformis* und *squamata*. Von letzterer ist die Tatsache des Leuchtens am längsten bekannt; VIVIANI hat sie 1805 an seiner *Asterias noctiluca*, unsrer *Amphiura squamata* festgestellt. Das Leuchten der *Ophiopsila aranea* beobachtete zuerst

GRUBE 1864, das von *annulosa* LO BIANCO 1899, und endlich stellte MANGOLD 1907, S. 625, das Phosphoreszieren von *Amphiura filiformis* fest. Diesem letzteren, der mit mir gleichzeitig im Winter 1906 an der zoologischen Station zu Neapel arbeitete, verdanken wir die genaue Angabe der phosphoreszierenden Stellen an den einzelnen Arten. Tatsächlich wird die Lumineszenz durch chemische oder mechanische Reize stets nur an genau begrenzten Teilen der Tiere ausgelöst, so daß es nahe liegen mußte, das Vorhandensein ausgesprochener Leuchtorgane anzunehmen. Während der Niederschrift der folgenden Arbeit erschien in dieser Zeitschr. Bd. LXXXVIII, Heft 3, eine Untersuchung von Fräulein STERZINGER (Innsbruck) über das Leuchtvermögen von *Amphiura squamata*, auf die ich weiter unten ausführlich zurückkommen werde.

Bei der Durcharbeitung meiner Präparate stellte ich in den Tentakeln vieler Arten eigentümliche Drüsen fest — Secret wurde auch von Fräulein STERZINGER gefunden —, die geeignet sind, neues Licht auf die Funktion dieser Organe zu werfen. Ich werde im zweiten Hauptteil der Arbeit darüber berichten. — Daran anschließend beabsichtige ich die Drüsen der *Ophiomyxa*-Arten zu besprechen, die einen abweichenden Typus zeigen.

Unterlassen möchte ich nicht, an dieser Stelle Herrn Geheimrat LUDWIG meinen besten Dank für die Überlassung eines reichen und seltenen Ophiurenmaterials abzustatten. Herrn Dr. MANGOLD bin ich für manche Leuchtdemonstration in Neapel zu besonderem Dank verpflichtet.

### Technisches.

Soweit Untersuchungen am lebenden Objekt in Frage kamen, betäubte ich die Tiere nach Vorschrift von ÖSTERGREN, Zeitschr. für wissensch. Mikroskopie, Bd. XIX, S. 300, mit Ätherwasser. Sie strecken dann die Tentakel weit aus, so daß ein bequemes Arbeiten unter der Lupe, sowie günstige Orientierung einzubettender Objekte ermöglicht wird. Als Fixierungsmittel bediente ich mich mit bestem Erfolge heißen oder kalten Sublimats — konzentrierte Lösung —, sowie des Sublimatalkohols. Auch ein sehr langes Verweilen in diesen Flüssigkeiten bringt den Objekten keinen Schaden, falls nachher das Auswaschen unter Zusatz von Jodjodkalium sorgfältig geschieht. FLEMMINGSche und HERMANNsche Lösung sind nur in seltenen Fällen mit sicherem Resultat anwendbar; man läuft bei ihnen Gefahr, daß eine zu plötzliche

Entkalkung und damit Zerreiung der Gewebe eintritt; die Objekte schwimmen oben und fixieren sich nur teilweise und schlecht. Alkohol allein bewhrt sich gut bei ganz kleinen Objekten, dann aber nur dergestalt, da man, mit 35 bis 40%igem Alkohol beginnend, allmhlich in strkeren bis endlich in 80%igen berfhrt und in letzterem belt.

Besonderen Wert mute ich dem Entkalken beimessen, da es mir darauf ankam, stark verkalkte Stacheln und grere Armabschnitte sowie ganze Scheiben in mglichst dnne Schnittserien zu zerlegen. Ich wandte die von mir etwas modifizierte ROUSSAUSCHE Celloidinmethode an, die ich in einer frheren Arbeit 1908 a, S. 174, bereits beschrieb. Sie lieferte stets brauchbare Resultate.

Da ich annahm, es werde sich hauptschlich um Drsen oder hnliche Gebilde handeln, so machte ich zu Frbungszwecken vornehmlich Gebrauch von PAUL MAYERS Mucikarmin, Muchmatin und endlich Thionin, welch letzteren ich mich schon frher bei Echinodermen mit gutem Erfolg bediente. Dieses bewhrte sich auch hier am besten, und schlielich verwandte ich die beiden andern Frbungen nur zur Kontrolle auf Schleimbildungen. Fr die allgemeine Plasmafrbung ist nach Thionin meinen Erfahrungen gem vorzglich Surefuchsin zu gebrauchen und dem Eosin noch vorzuziehen. Man berfrbt ein wenig in Surefuchsin und bringt durch destilliertes Wasser ins Thionin ( $\frac{1}{3}$  konzentrierte Thioninlsung auf ein Teil destilliertes Wasser).

Auerdem fanden meist Anwendung: GRBLERS Hmalaun nach neuer Vorschrift, DELAFIELDS Hmatoxylin — beide frben leicht zu intensiv fr die speziellen Zwecke — und endlich Eisenhmatoxylin nach HEIDENHAIN, unter Nachfrbung mit Rubin.

## I. Das Leuchten.

### A. Spezieller Teil.

#### 1. *Ophiopsila annulosa* und *aranea*.

Um die Ursache des Leuchtens kennen zu lernen, ist es notwendig, falls nicht das ganze Tier phosphoresziert, die leuchtenden Stellen festzulegen. Bezglich dieser teilt MANGOLD 1907, S. 614, fr unsre zunchst zu besprechende Art folgendes mit: Bei *Ophiopsila annulosa* vermgen Lichtenergie zu produzieren die Ventralplatten, die Lateralplatten und smtliche Stacheln, darunter auch die Flimmerstacheln.«

Sehen wir uns nun den Bau eines gewhnlichen Ophiurenstachels genauer an, so lassen sich in der Hauptsache meist drei Schichten unterscheiden. Zu uerst liegt das mit einer dnnen wasserhellen Cuticula

überzogene Epithel, dann folgt nach innen zu, unmittelbar ohne Trennung durch eine Basalmembran, die kalkbildende Bindegewebsschicht, und schließlich verläuft im Innern der unverkalkt bleibenden bindegewebigen Achse ein mehr oder weniger starker Nervenstrang, welcher Ausläufer durch das Bindegewebe zum Epithel hinsendet. — Dieser Bau der Stacheln wurde bereits von CUÉNOT 1888, S. 359, HAMANN 1889 und 1900, S. 786, und RUSSO 1894, S. 172, beschrieben. Ist Pigment vorhanden, so liegt dies meist in Gestalt kleinster Körnchen, die dichtere oder dünnere unregelmäßige Haufen bilden, im Kalkgrundgewebe verteilt. Außerdem finden wir dort CUÉNOTS Reservestoffzellen und Excretionszellen 1891, Taf. XXIV, Fig. 3, die mit teils gelblichen, teils ganz hellen Körnchen gefüllt sind.

Vergleichen wir mit diesem durchschnittlichen Bau der Ophiurenstacheln einen Längsschnitt durch einen Lateralstachel von *Ophiopsila annulosa*, so fallen uns dort ungemein stark entwickelte Zellkomplexe auf, die den Stacheln anderer Ophiuren fehlen. Ehe wir die Gründe erörtern, welche dafür sprechen, daß uns hier die Träger der Leuchtkraft vorliegen, wollen wir uns zunächst mit den histologischen Einzelheiten dieser Elemente näher vertraut machen.

Der innersten bindegewebigen Stachelachse, in welcher der Längsnerv verläuft, liegt eine förmliche Schicht platter, großer Zellen auf, welche dünne, sehr lange Ausläufer in das Epithel entsenden; vgl. Taf. XI Fig. 1. Diese Zellen umgeben stellenweise, vornehmlich kurz oberhalb der Stachelbasis, den innersten Gewebestrang wie ein Mantel. Sie sind nicht von genau bestimmter Gestalt; man trifft fast kreisrunde neben länglich-gestreckten und mehr eckigen an. Oft schließen sie dicht zusammen, zuweilen lassen sie enge Straßen zwischen sich frei. Ein zum Epithel ziehender Ausläufer entspringt im allgemeinen dem der Stachelspitze zugewendeten Ende der Zelle. Er zieht sich ein Stück in Richtung zur Spitze hin, macht dann eine Biegung nach außen und trifft auf diese Weise vielfach senkrecht auf das Epithel. In dieses dringt er ein und endet an der inneren Fläche der Cuticula. Kurz vor dem Eindringen in das Epithel verdickt sich jeder Ausläufer allmählich etwas. Die Cuticula wird von einem äußerst feinen Kanälchen durchbohrt, das nur auf besonders günstigen Schnitten deutlich in Erscheinung tritt. Wir finden dasselbe in Fig. 9, Taf. XII mit *ak* bezeichnet. Zuweilen lassen sich einige Regionen im Stachel unterscheiden, welche sich durch die besondere Häufigkeit der in ihnen befindlichen Ausläufer hervorheben. Eine solche Region liegt dann nahe der Spitze rings um den Stachel, eine zweite bildet etwa in der Mitte desselben

einen breiten Ring. Häufiger allerdings ist die regelmäßige Verteilung über den ganzen Stachel.

Zellen und Ausläufer sind mit einer teils homogenen, teils feinkörnigen Masse erfüllt. An geeigneten Zellen ist man imstande, kleinere und größere Körnchen oder Bröckchen, sowie feineren, und ich möchte sagen, fadigen, gröberen Schleim zu unterscheiden. Der Kern ist vielfach undeutlich, da er von der Masse des Zellinhaltes umhüllt zu sein scheint; nur auf dünnen, schwach gefärbten Schnitten ist er als hellerer, dunkelkonturierter Fleck kenntlich. Günstigenfalls bemerkt man spärliche, dunkle Körnchen in ihm, die ich als Centalkörper ansprechen möchte. Fast immer liegt der Kern ungefähr in der Mitte der Zelle. — Färbt man mit Thionin und zieht dasselbe ziemlich stark aus, so nehmen die beschriebenen Zellen und Ausläufer einen violetten Ton an; bei Tinktion mit P. MAYERS Mucikarmin färben sie sich mit einem satten Rot, wie uns Fig. 2 auf Taf. XI zeigt. Hämatoxylin gibt fast schwarzblaue Flecke und macht das Präparat unübersichtlich. Manche andre Färbemethoden üben geringe Wirkung auf diese Zellen aus; ihr Inhalt bleibt hell oder schwach gelblich, ohne daß Körnchen oder anderweitige Einzelheiten kenntlich hervortreten. Die Durchschnittsgröße der Zellen schwankt zwischen 0,02 bis 0,055 mm, der zugehörigen Kerne zwischen 0,005—0,007 mm; an Ausläufern maß ich Längen von 0,1 bis 0,18 mm, dagegen betrug ihre Dicke nur an den breitesten Stellen nahe dem Epithel über 0,003 mm.

Nach allem Gesagten haben wir unstreitig eine besondere Art von Drüsengebilden vor uns. Am auffälligsten ist wohl die Lagerung derselben so tief im Bindegewebe. Wohl sind uns von *Echinaster sepositus* durch CUÉNOT 1887, S. 9 ff., Abbild. 15, Pl. I, Drüsen bekannt geworden, welche unter das Epithel bis ins Bindegewebe hinabgehen, doch sind dies lediglich Epithelbildungen, die während des Wachstums kugelig in das Bindegewebe hineingetrieben werden, wie BARTHEL'S 1906, S. 639, nachwies. Ob unsre Zellen etwa in ähnlicher Weise auch vom Epithel herkommen, das wage ich nach meinem, nur aus völlig erwachsenen Tieren bestehenden Material nicht zu entscheiden. Auch die Betrachtung der distalsten Armteile und Stacheln konnte mir keinen Aufschluß bringen. Denkbar wäre vielleicht auch, daß es sich um eine Art wandernder Zellen handelt. CUÉNOT beschreibt solche, die er Amöbocyten nennt, als Reservezellen u. dgl. 1891, S. 426. Nähmen wir das an, so würde unsern, vielleicht in frühesten Jugendstadien wandernden Zellen die Fähigkeit innewohnen, sich späterhin an bestimmten Stellen sesshaft zu machen. Für diese Auffassung könnte die ziemlich schwankende

Form und Größe der Zellen in Anrechnung kommen. Prof. GODLEWSKI teilte MANGOLD und mir mit, er habe bei Gelegenheit künstlicher Befruchtungsversuche das reife Sperma von *Ophiopsila annulosa* auf intensivste phosphoreszieren sehen. Es läßt sich demnach sehr wohl denken, daß hier eine Anlage vorhanden ist, welche sich weiterhin ausbildet und schließlich im fertigen Tier an gewisse Zellen bestimmter Distrikte geknüpft wird. Leider konnte ich weder Sperma im Reifezustand, noch Eier oder frühe Jugendstadien unsrer immerhin recht seltenen Form erlangen, um einer etwaigen Entwicklung von Leuchtanlagen nachzuspüren.

In den von mir 1908, S. 174 ff., beschriebenen Wimperstacheln von *Ophiopsila annulosa* treffen wir die gleichen drüsenartigen Zellen an, die ich zuvor in den Lateralstacheln beschrieb. Sie sind viel schwächer entwickelt, liegen zerstreuter, weisen aber genau denselben Bau auf. Mit den Wimperstreifen stehen sie in keinerlei Zusammenhang; auch hier liegen sie in der Kalkgrundsubstanz, und ihre Ausläufer ziehen zu den Stellen des Epithels hin, an welchen dasselbe noch nicht verdickt und von Wimperzellen vollständig frei ist.

Auf der Ventralseite, bzw. in den eigentlichen Ventralplatten suchte ich längere Zeit vergebens nach solchen drüsenartigen Zellen, späterhin konnte ich sie aber jedesmal mühelos feststellen. Jedoch sind sie nur in geringer Anzahl vorhanden und auf einen Teil des Zwischenraumes von je zwei ventralen Wimperschnüren beschränkt. Sie halten sich hier ziemlich oberflächlich und dringen nur wenig in das Bindegewebe ein; die Ausläufer sind kurz und äußerst fein, haben aber im Epithel die gewöhnliche Verdickung. — Es deckt sich diese schwache Entwicklung sehr gut mit MANGOLDS Beobachtung, daß an der Ventralfläche die Phosphoreszenz nach Reizung meist zuerst aufhört, op. cit. S. 617.

Sehen wir uns nun einen Querschnitt durch den Arm der verwandten *Ophiopsila aranea* an, so fällt uns sogleich das gänzliche Fehlen der bei *annulosa* beschriebenen Zellen in sämtlichen Stacheln auf; weder Lateral- noch Wimperstacheln zeigen eine Spur derselben. Auch in den Ventralplatten sind keinerlei ähnliche Gebilde vorhanden. — Um ganz sicher zu gehen, habe ich Schnitte durch Armstücke beider *Ophiopsilen* verglichen, die nach Dauer der Fixierung und Färbung genau in gleicher Weise behandelt waren. Stets trifft man die Zellen bei *annulosa* an, während sie bei *aranea* nicht vorhanden sind. Mit unzweifelhafter Gewißheit habe ich auch in den von MANGOLD als allein leuchtend angegebenen Lateralplatten von *Ophiopsila aranea* die oben

beschriebenen Gebilde bisher nicht nachweisen können, obwohl ich zuweilen Andeutungen derselben sah. Es wird die Untersuchung durch die geringere Größe des Objektes und vor allem durch die Menge und Dichtigkeit des hier vorhandenen schwarzbraunen Pigmentes sehr erschwert, und vorläufig muß ich die Frage noch als ungelöst betrachten, ob derartige drüsige Zellen bei *aranea* vorhanden sind. — Eine große Schwierigkeit liegt darin, daß jedes Fixierungsmittel einen scharfen Reiz auf das Tier ausübt, der intensives Leuchten auslöst. Selbst in heißem Sublimat leuchtet das Tier noch eine Zeitlang stoßweise fort. Es ist daher anzunehmen, daß diejenigen Stellen, die am reichsten mit Leuchtträgern versehen sind — wie die Stacheln von *Ophiopsila annulosa* —, die klarsten Einzelheiten liefern.

Der beste Beweis, daß wir wirklich die Erreger und Träger der Lumineszenz in den beschriebenen Zellen vor uns haben, scheint mir darin zu liegen, daß sie gerade an den Stellen von *Ophiopsila annulosa* vorhanden sind, von denen das Leuchten ausgeht, während z. B. in den nicht leuchtenden Stacheln von *aranea*, wie nicht minder in den Stacheln anderer nicht leuchtender Arten, dieselben Zellen gänzlich fehlen. Bezeichnenderweise aber sind bei der im folgenden Abschnitt zu beschreibenden, leuchtenden *Amphiura filiformis* gleiche Zellen gefunden, und zwar dort auch wieder nur in den allein leuchtenden Stacheln. Daß wir in den fraglichen Zellen drüsige Gebilde vor uns haben, vermehrt die Wahrscheinlichkeit, daß sie mit dem Leuchtprozeß in Zusammenhang stehen.

Es könnte vielleicht der Einwurf erhoben werden, daß unsre Zellen durch ihren körnigen Inhalt und ihre Gestalt auf Pigmentzellen hindeuteten. Gegen diese Annahme sprechen verschiedene Momente: 1) Pigment ist bei den von mir untersuchten Ophiurenarten fast immer in Gestalt allerfeinster Körnchen lose im Gewebe verteilt; selten kommt es in amöboiden Zellen vor, die dann einen ganz andern Habitus besitzen wie unsre Zellen. 2) Im Maschenwerk der Dorsalplatten von *Ophiopsila annulosa* ist Pigment am häufigsten und stärksten vorhanden; niemals aber traf ich dort auch nur ähnliche Gebilde wie unsre Zellen. 3) Die Gestalt der Pigmentzellen, falls solche vorhanden, pflegt viel unregelmäßiger zu sein, ebenso Gestalt und Art ihrer fast stets in der Mehrzahl vorhandenen, viel kürzeren Ausläufer; auch gibt ihr Inhalt durchaus andre Reaktion bei Färbungen. Endlich traf ich 4) Pigment außer bei *Ophiomyxa* und *Gorgonocephalus* niemals im Epithel an. Infolgedessen war es immer leicht möglich, Pigment und unsre Drüsen zu sondern und auseinander zu halten. Fig. 1, Taf. XI

zeigt beide in ihrer Verschiedenheit. — Daß wir eine den Pigmentzellen verwandte Zellart vor uns hätten, wäre allerdings nicht unmöglich, schloße auch eine Leuchtfähigkeit in keiner Weise aus.

Welche andre Funktion wir unsern Zellen beilegen könnten, weiß ich nicht; sonstige Besonderheiten im histologischen Bau, typische Merkmale, welche leuchtende Arten von den nicht leuchtenden Arten auszeichneten, fand ich nicht. Halten wir also diese drüsigen Zellen nicht für die Träger der Luminescenz, so könnten wir nur in den Zellen insgesamt, bzw. in secretiven Vorgängen des Plasmas überhaupt, Leuchtkraft vermuten, und dann wäre nicht wohl einzusehen, warum die Luminescenz auf so wenige Stellen beschränkt ist, und daß sie mit solcher Regelmäßigkeit auftritt. Demgemäß glaube ich unsre Zellen mit einiger Gewißheit fernerhin stets als »Leuchtzellen« bezeichnen zu dürfen.

MANGOLDS Untersuchungen legen aufs beste dar, daß den Nerven eine große Rolle bezüglich des Leuchtens zukommt. Reizt man einen Arm, dessen Radiärnerv durchstoßen ist, so wird wohl ein Aufblitzen in diesem Arm hervorgerufen; die andern vier Arme aber bleiben dunkel, 1907, S. 617. Wird umgekehrt einer der vier Arme gereizt, so leuchten diese auf, während der fünfte, jenseits der neurotomierten Stelle keinerlei Reaktion auf den Reiz zeigt. Es ergibt sich daraus, daß der Radiärnerv die Reize überträgt. Er sendet bekanntlich seitliche Ausläufer zu Haut und Stacheln aus, und diese durchziehen, wie wir oben sahen, in der Länge die Achse jeden Stachels. Ob nun Zweige dieses Stachelnerven in die drüsigen Gebilde selbst eintreten, habe ich nicht konstatieren können. Der Inhalt der letzteren, der sich entweder gar nicht oder recht kräftig färbt, macht die Untersuchung histologischer Feinheiten überaus schwierig. Immerhin sind die Leuchtzellen mit ihren Zellkörpern dem Längsnerv dicht aufgelagert, höchstens bisweilen durch eine dünne Bindegewebsschicht von ihm getrennt. Die Ausläufer aber werden, wie man sich an geeigneten Stellen unschwer überzeugen kann, von den feinen, zur Epidermis ziehenden Nervenfasern begleitet, und stellenweise hat man den Eindruck, als ob sie gleichsam von ihnen umspannen würden. Vgl. Fig. 9, Taf. XII. Einen deutlicheren Beweis für den nahen Zusammenhang zwischen Nerven und Leuchtzellen denke ich weiter unten, gelegentlich der nun folgenden Besprechung von *Amphiura filiformis* zu geben.

## 2. *Amphiura filiformis*.

Bezüglich des Leuchtens von *Amphiura filiformis* berichtet MANGOLD 1907, S. 626, folgendes: »Bei *Amphiura filiformis* ist besonders

bemerkenswert, daß ausschließlich die Stacheln, auch die Amboßstacheln leuchten, während dies an den Skeletplatten niemals zu beobachten ist. Besonders hell tritt die Phosphoreszenz am basalen Teil der Stacheln auf. « — Noch mehr wie bei *Ophiopsila annulosa* der Fall war, glaubt man bei Lupenbetrachtung die Basis der Stacheln von innen heraus erglühen zu sehen, und in der Tat liegt an dieser Stelle ein Komplex ähnlicher Zellgebilde wie bei jener Form.

Die Stacheln von *Amphiura filiformis* sind bei weitem nicht so stark nach innen hinein verkalkt, wie bei *Ophiopsila*. Der unverkalkt gebliebene, nervenhaltige, bindegewebige Achsenstrang ist kräftiger. An ihn angelagert, auf der Grenze zwischen dem unverkalkten und verkalkten Teil befinden sich längliche, etwas unregelmäßig birnförmige, große Zellen. Ihre Verteilung ist nicht wie bei *Ophiopsila*, bei welcher Art sie im allgemeinen am unteren Teil der Stacheln einen den Achsenstrang rings umhüllenden Mantel bilden. Hier zieht vielmehr an zwei gegenüberliegenden Seiten je ein langer mehr oder weniger breiter Streifen von Zellen den Achsenstrang entlang. Der Inhalt der Zellen stimmt durchweg mit dem bei *Ophiopsila* festgestellten überein, jedoch scheint hier mehr Schleim vorhanden, gegen den die größeren und feineren Körnchen zurücktreten. Der Kern liegt in der Mitte der Zelle oder ist der Basis genähert; er ist verhältnismäßig klein und leicht zu übersehen. Von diesen Zellen nehmen die bekannten Ausläufer ihren Ursprung; sie winden sich zwischen dem Maschenwerk auf mehr oder weniger langen Wegen zum Epithel und zur Cuticula durch, sind aber stets kürzer und breiter wie diejenigen von *Ophiopsila*. Durchbohrungen der Cuticula habe ich nirgends nachweisen können, zweifle aber nicht, daß solche vorhanden sind, da man außen auf derselben hin und wieder sehr geringe Spuren von Secret wahrnehmen kann. In der Epithelschicht verdicken sich die Gänge beträchtlich. Leuchtzellen in der Stachelbasis zeigt Fig. 11, Taf. XII.

Auf Taf. XI, Fig. 3, welche eine Ausläuferreihe nach Thionintinktion zeigt, nehmen auf der Cuticula befindliche, kleine, stabförmige Gebilde unser Interesse in Anspruch. Meines Wissens sind dieselben bisher unbekannt geblieben. Es sind Cuticularbildungen, die zumeist in zwei Spitzchen gabelförmig enden. Ich nahm zunächst an, die vergeblich gesuchten Mündungen der Ausführungsgänge vor mir zu haben. Die Zäpfchen stehen nämlich in zwei Längsreihen auf den Stacheln, und zwar in großer Anzahl an den Stellen, wo die Drüsengänge an die Cuticula herantreten, oder doch im nächsten Unkreis. Anderwärts sucht man vergeblich nach ihnen. Daß sie also in irgendwelcher

Beziehung zu den Drüsen stehen, ist wohl anzunehmen. An  $5\ \mu$  dünnen, günstig gefärbten Schnitten gelang es, mit Hilfe der apochromatischen Immersion Bilder zu erhalten, wie ein solches in Fig. 10, Taf. XII wiedergegeben ist. Wir sehen dort eine ganze Reihe der fast wasserhellen Stäbchen mit ihren Spitzen. An der Basis jedes Stäbchens hat die Epithelschicht eine sehr geringe Aufwölbung, und eine überaus feine Faser durchzieht von dort das Stäbchen. Ob diese Faser sich den Spitzen entsprechend gabelt, ließ sich nicht deutlich feststellen. Verfolgen wir eine Faser basalwärts, was mitunter ganz gut möglich ist, so erkennen wir, daß sie zu Fasern der benachbarten Stäbchen hinläuft, und daß dergestalt vereinte feinste Faserbündelchen durch das Maschenwerk des Bindegewebes zur Stachelmitte streben. Bis zum Übergang in den Längsnerv lassen sie sich hier verfolgen.

Wir haben also offenbar Nervenfasern vor uns, deren letzte Endigungen in den Stäbchen liegen. In dieser Ansicht bestärken die großen, runden, für das Nervensystem, bzw. für Ganglienzellen typischen Kerne, *gk*, die sich einerseits durch ihre Größe vor den Epithelzellkernen, andererseits durch Färbbarkeit und Form vor den Bindegewebskernen auszeichnen. Ähnliche, jedoch bedeutend stärkere Nervenfaserbündel beschreibt HAMANN aus der Haut von *Ophioglypha albida* 1889 und 1900, S. 784; sowie Taf. III, Fig. 8. Über die letzten Endigungen konnte er sich keine Gewißheit verschaffen.

Schon oben wurde erwähnt, daß die Stäbchen stets nur in der Nähe oder unmittelbar neben Drüsenmündungen vorkommen. Andererseits werden bei *Amphiura filiformis* wie bei *Ophiopsila annulosa* die langen Ausführgänge von Nervenfasern begleitet, und es treten solche an die Drüsenzellen heran. Es erscheint mir also durchaus nicht unwahrscheinlich, daß durch Berührung der Stäbchen ein Reiz ausgelöst wird, der die Bedingungen für ein lokales Aufleuchten erwirken kann.

MANGOLD schließt mit Recht op. cit. S. 618, aus der Tatsache, daß einzeln ausgezupfte Stacheln bei chemischer Reizung auch sogleich aufleuchten, daß der Radialnerv selbst nicht unbedingt zum Leuchten notwendig ist. Er läßt dahingestellt, ob das Leuchten losgetrennter Teile reflektorisch oder direkt erfolgt. — Da sich nun nicht nur an der Basis im Ganglion des Stachels sondern, wie wir eben gesehen haben, auch in distalen Teilen desselben Nervenzellen befinden, können wir wohl ein durch direkte Reizung hervorgerufenenes Leuchten annehmen.

Die Drüsen und Stäbchen finden sich bei *Amphiura filiformis* ausschließlich in sämtlichen Stacheln; die Skeletplatten sind frei von ihnen, und bei der nicht leuchtenden *Amphiura chiajei* suchen

wir überhaupt vergebens nach solchen Gebilden. Damit dürfte wohl die Vermutung, daß wir in der Tat die Erreger und Träger der Leuchtkraft vor uns haben, zur Gewißheit erhoben sein. Ist doch wiederum die allein leuchtende Stelle durch den ausschließlichen Besitz der eben beschriebenen Zellen ausgezeichnet.

### 3. *Amphiura squamata*.

Bereits in einer vorläufigen Mitteilung 1908 b, S. 167, gab ich kurze Nachricht darüber, daß es mir gelungen sei, bei *Amphiura squamata* höchst eigenartige Zell- bzw. Kernformen festzustellen, welche an verschiedenen Teilen des Tieres, hauptsächlich der Radien, vorkommen. Hier trifft man sie am regelmäßigsten in der Nähe der Füßchenbasis und der Basis der Stacheln.

Es handelt sich um feine, lange Zellen, deren Zelleib im Maschenwerk der verkalkten Grundsubstanz der Skeletplatten gelegen ist, bald nahe am Epithel, bald in der Tiefe der Grundsubstanz. Färbt man mit Thionin-Säurefuchsin, so treten die Zellen scharf hervor. Während ihr Kern ein satteres oder helleres Blau annimmt, färbt sich der übrige Teil in der für drüsige Bildungen typischen rötlich-violetten Tönung. Im allgemeinen ist die Gestalt unregelmäßig birnförmig. Von dem der Peripherie zugewandten Ende geht ein meist sehr langer überaus feiner Schlauch aus, der bis an die Cuticula hinzieht. Ehe er sie erreicht, erfährt er eine sehr geringe Verdickung. Der Inhalt besteht aus kleinen Körnchen und etwas Schleim. Die Fig. 13—16 geben ein Bild der geschilderten Verhältnisse. So leicht es ist, dem Verlauf des Schlauches bis hart an die Cuticula zu folgen, so schwer war es festzustellen, ob diese durchbrochen werde. Schien es an einer Stelle, als ob die Frage zu bejahen sei, so sprach eine andre dagegen; mit voller Klarheit konnte ich eine Öffnung nicht feststellen.

Der Kern dieser Zellen lag meist an der Basis und zeigte sich in sehr wechselnder Gestalt. Während er vielfach rundlich oval, gleich den umliegenden gewöhnlichen Kernen der Grundsubstanz, aber stets kleiner als diese war, zeigten sich andererseits ebenso oft die absonderlichsten Formen. Einige derselben kommen in Fig. 18 a—e, Taf. XII zur Darstellung. Ich fand neben Kernen von überaus langgestreckter Gestalt solche, die ausgesprochen biskuitförmig, hantel- oder keulenförmig, oder endlich ganz unregelmäßig gelappt aussahen. Um eine Beeinflussung durch die Vorbehandlung kann es sich nicht handeln, da alle Präparate nach den verschiedensten Fixierungs- und Einbettungsmethoden übereinstimmend dieselben Erscheinungen zeigten.

Vergleicht man eine Reihe solcher Zellen, so bemerkt man, daß die mannigfaltigsten Stadien vorhanden sind. Man erhält unwillkürlich den Eindruck, ihre Bildung könnte etwa folgendermaßen vor sich gehen: In einer gewöhnlichen Zelle der bindegewebigen Grundsubstanz beginnt der Kern sich zu strecken und dann sich ein wenig einzuschnüren; die Zelle tritt allmählich dadurch, daß ihr Plasma anscheinend eine Änderung erfährt, körniger wird, deutlicher vor den umliegenden hervor. — Ein Teil des Kernes schnürt sich darauf mehr und mehr ab, wird kleiner und färbt sich mit Thionin nur mehr sehr schwach hellblau, während der größere Teil sich nach wie vor intensiv dunkelblau färbt. — Dieser letztere wird ganz von äußerst feinkörniger Masse, wohl Secret, umgeben, welches in langem Ausläufer sich ansammelt und das Bestreben zeigt, die Cuticula zu erreichen. Der kleinere abgeschnürte Kernteil verschwindet über kurz oder lang gänzlich; er scheint sich aufzulösen. Endlich stellt sich das Gebilde sehr ähnlich dar, wie die Leuchtzellen in den Stacheln von *Amphiura* oder von *Ophiopsila* in verkleinertem Maßstabe. Ob wir hier auch in der Tat annehmen können, die Träger einer Luminescenz vor uns zu haben, wird gleich erörtert werden; zunächst ist ergänzend noch einiges über das Vorkommen obiger Zellen zu bemerken. Die verschiedenen Stadien sind auf Taf. XII aus Fig. 13 bis 18 ersichtlich.

Die Zellen finden sich bei der erwachsenen *Amphiura squamata* am häufigsten in den ganzen Lateralplatten sowie an den Rändern der Ventralplatten in Nachbarschaft der Füßchenbasis. Ihre Lagerung ist aber vereinzelter, nicht regelmäßig gehäuft, ihr Vorkommen zerstreuter, wie das der bei den vorigen Arten beschriebenen Leuchtzellen. Am stärksten ist ihre Entwicklung in der proximalen Radiushälfte, d. h. vom Rand der Scheibe bis zur Mitte des Armes hin. Am schwächsten sind sie an den Armteilen, die im Bezirk der Scheibe selbst liegen, ausgebildet; oft scheinen die Ausläufer hier nicht bis zur Cuticula zu reichen. Ganz vereinzelt traf ich die Zellen sogar in der dorsalen Scheibenhaut an, niemals in der lateralen und ventralen.

Jugendstadien unsres Tieres, d. h. solche, die den Bursae der Alten entnommen waren, das Muttertier also noch nicht verlassen hatten, gaben im allgemeinen dasselbe Bild der fraglichen Zellen und ihrer Verteilung. Ich schnitt eine ganze Reihe junger Tiere (Armlänge 1,25 bis 3 mm) und traf in allen Radien die drüsenähnlichen Zellen an den obengenannten Stellen regelmäßig an; in der Scheibe jedoch fehlten sie durchweg. Fig. 12, Taf. XII zeigt die Verteilung derartiger Zellen in der Nähe des Füßchens *f* und der Basis eines Lateralstachels *St*.

Bemerkenswert ist, daß bei jüngeren Tieren die Kernformen in den Zellen meist noch mannigfaltiger und seltsamer waren, wie bei den älteren.

Ob wir in diesen stark differenzierten Zellen von *Amphiura squamata* wiederum die Träger der Leuchtkraft gefunden haben, scheint mir noch nicht genügend sicher; manche Gründe sprechen dafür, andre dagegen.

Unverkennbar ist zunächst eine weitgehende äußere und innere Ähnlichkeit dieser Zellen mit den Leuchtzellen der vorigen Arten. Daß secretive Prozesse in ihnen spielen, erhellt aus den Figuren. Ferner liegen unsre Gebilde stets an den Stellen in größter Menge, welche nach PANCERIS, MANGOLDS und meinen Untersuchungen durch Leuchten ausgezeichnet sind. Allein wie ich oben schon hervorhob, traf ich mitunter auch im Bezirk der Scheibe auf derartige Zellen, und die Scheibe zeigt kein Leuchten; sind diese Zellen nun zwar in der Scheibe anscheinend schwächer ausgebildet, so gehen doch in ihnen fraglos die gleichen Veränderungen durch Secretion u. dgl. vor sich, wie in denselben Zellen der Arme; sie müßten also ebensogut Leuchten zeigen wie diese. Ob hier noch andre Momente in Betracht kommen, wird hoffentlich erneute Untersuchung frischen Materiales zeigen. Daß unsre Zellen zum Leuchtprozeß in ganz bestimmten Beziehungen stehen, davon bin ich überzeugt, einmal weil dieselben bei der nicht leuchtenden *Amphiura chiajei* nicht anzutreffen sind, und dann weil bei jüngeren Tieren in der nicht leuchtenden Scheibe noch keine derartigen Zellen gefunden wurden. Da die Jungen nach MANGOLDS Beobachtungen 1907, S. 628, ebenso leuchten wie die Alten, könnte man für sie fast ohne weiteres die von uns gefundenen Zellen als Leuchtzellen ansprechen.

### B. Allgemeiner Teil.

Sehen wir von schwankenden Fällen ab, so können wir die Erscheinungen der tierischen Luminescenz in zwei große Gruppen sondern. Entweder kann ein leuchtender Schleim nach außen entleert werden, welcher kürzere oder längere Luminescenz hervorzurufen imstande ist: Extracelluläre Luminescenz; oder das Secret bleibt ein inneres, welches nicht nach außen abgestoßen wird: Intracelluläre Luminescenz.

Für die erstere bieten einige plagische Copepoden nach GIESBRECHTS vortrefflichen Untersuchungen 1895, S. 955 ff., ein typisches Beispiel. So sind bei den Centropagiden besonders differenzierte Drüsen vorhanden, welche Leuchtsecret hervorbringen: »In den Ausführgängen leuchtet das Secret jedoch noch nicht; gewöhnlich findet das Leuchten dicht vor den Drüsenmündungen statt, zuweilen aber werden die

Leuchttropfen auch kräftiger ausgestoßen; so sah ich, wie ein Pleuromma abdominale ♀ sie so kräftig ausspritzte, daß sie noch um die Länge des Abdomens entfernt leuchteten.« Auch DOFLEIN (Ostasienfahrt S. 193) berichtet von einem Ostracoden, der »aus einer Drüse am Kopfe eine Ausscheidung spritzte, welche wie ein schimmerndes Band den Weg des Tieres bezeichnete.« Hierhin gehören ferner eine Reihe von Würmern und Mollusken, welche einen abwischbaren, leuchtenden Schleim produzieren, der oft seine Leuchtkraft noch lange behält. DUBOIS fand z. B. den leuchtenden Schleim von *Pholas dactylus* unverändert weiterleuchten, wenn er ihn durch ein Porzellanfilter gab (zitiert nach PÜTTER, 1905, S. 27). An ausgetrockneten Copepoden konnte GIESBRECHT durch Anfeuchten noch nach 3 Wochen die Luminescenz wieder hervorrufen u. dgl. mehr.

Ganz anders bei intracellulärem Leuchten, das ebenfalls an Secret vor sich geht, jedoch an einem im Innern des Tieres verbleibenden Secret. — Übergänge zwischen den beiden Arten des Leuchtens bieten in jeder Form die Leuchtorgane der Knochenfische. So haben nach BRAUER<sup>1</sup> die Organe an den Tentakeln der Onchocephaliden und Ceratiiden noch die Natur reiner Drüsenorgane, welche Ausführgänge und -öffnungen besitzen. In andern Familien jedoch werden die Ausführgänge mehr und mehr reduziert, und es findet keine Secretion nach außen mehr statt. Schließlich kommt es in der Familie der Myctophiden so weit, daß das Leuchtorgan kaum mehr als Drüse zu erkennen ist. Es besteht aus in Lamellen gelagerten, platten, mit Secret gefüllten Zellen ohne Ausführgang und ohne centralen Hohlraum, in den das Secret sich ergießen könnte.

Drüsenartige Leuchtzellen mit rein intracellulärer Luminescenz kommen bei vielen Medusen vor; bei *Oceania scintillans* liegen sie z. B. an der verdickten Basis der größeren Randcirren oder in deren Nähe, vgl. PÜTTER, 1895, S. 30.

Bei beiden Arten der Luminescenz aber handelt es sich durchweg um Drüsenzellen, an deren Anwesenheit und Tätigkeit die Erscheinung des Leuchtens geknüpft ist. Entgegen der früheren Auffassung PFLÜGERS, daß die Luminescenz an die Bedingungen des Lebens gebunden sei, in der lebendigen Substanz vor sich gehe, ist man jetzt wohl allgemein der Ansicht zugeneigt, daß, wie GIESBRECHT, loc. cit., sagt: das Leuchten nicht an dem lebenden Protoplasma der Drüsenzelle, sondern an dem von ihm produzierten toten Secret auftritt. Über die chemische Natur

<sup>1</sup> BRAUER, Über die Leuchtorgane der Knochenfische aus Verh. der deutschen zool. Gesellsch. 1904. S. 16—34.

der Stoffe, auf deren Umsetzungen die Chemoluminescenz beruht, über die sogenannte »Photogene« (MOLISCH, 1904), ist uns Genaueres nicht bekannt.

Welche Art des Leuchtens treffen wir nun bei unsern Tieren an, und welches sind die Begleiterscheinungen? Meiner Ansicht nach spricht alles dafür, daß wir bei allen untersuchten Ophiurenarten Fälle von intracellulärer bzw. intraglandulärer Luminescenz vor uns haben. Bei mikroskopischer und Lupenbetrachtung ist niemals wahrzunehmen, daß an den leuchtenden Stellen ein Secret nach außen abgegeben wird. Vielmehr glühen die Teile der Tiere, wie oben bereits erwähnt, von innen heraus. Bei den Stacheln von *Ophiopsila annulosa* und *Amphiura filiformis* ist deutlich eine innere, am intensivsten leuchtende Achse erkennbar; ja man erkennt während des Aufleuchtens Teile des inneren Kalkskelettes. Niemals gelang es MANGOLD, 1907, S. 619, oder mir, Überreste eines Secretes von den leuchtenden Teilen abzuwischen. MANGOLD sagt ferner: »Daß kein Secret abgeschieden wird, welches noch längere Zeit außerhalb des Körpers leuchtet, wird auch dadurch wahrscheinlich, daß die Grenzen der allein leuchtenden Teile völlig konstant sind.« — Oft reizte ich *Ophiopsila annulosa* nach Entfernung aus dem Wasser, unter der Lupe, in der Annahme, es werde das Secret vielleicht gleich in Wasser gelöst; aber auch dann war keine Spur von Secret auffindbar.

Würde Secret in größeren Mengen während des Leuchtvorganges selbst abgeschieden, so müßte sich auch auf Schnitten häufiger eine Spur desselben auf der Cuticula nachweisen lassen. Ich fand aber bei *Ophiopsila* nur zweimal, bei *Amphiura* nicht viel häufiger, äußerst spärliche Restchen von Secret in der Nähe der Ausführungsgänge der Leuchtdrüsen auf der Cuticula. — Teile der toten Tiere, an der Luft getrocknete Armstücke, konnten auf keine Weise mehr zum Leuchten gebracht werden, wie es bei andern Organismen beschrieben worden ist, vgl. MANGOLD, 1907, S. 620.

Ich bin der Meinung, daß sich im Innern der Drüsen auf gewisse Nervenreize hin ein chemischer Vorgang, eine Stoffauflösung, ein Umsatz von Stoffen, eine Bildung von Secret vollzieht, der für unser Auge als Leuchten wahrnehmbar wird. Auf einen solchen Prozeß weisen auch die histologischen Befunde hin; wir fanden in den Leuchtzellen größere und kleinere Körnchen, die sich verschieden intensiv färbten, außerdem Schleim von homogener oder mehr fadenförmiger Struktur. Nach außen abgegeben wird wohl nur ein Überschuß verbrauchter Substanz als sekundäre Folge des Leuchtvorganges. Schließen

läßt sich das auch aus der Enge und Kleinheit der bei *Ophiopsila* vorgefundenen Ausführkanälchen, welche die Cuticula durchbohren. Wäre die Luminescenz extracellulär, so müßte das Secret eben wegen der Feinheit der Kanäle mit großer Wucht hervorgestoßen werden, und ein derartiger Vorgang würde unter dem Mikroskop wahrgenommen werden müssen. Es liegen bei unsern Tieren also ähnliche Verhältnisse vor, wie bei einzelnen Arten der Knochenfische; der eigentliche Leuchtvorgang spielt sich zwar ganz intraglandulär ab, jedoch sind Ausführgänge und Öffnungen noch vorhanden.

Auf ganz anderm Standpunkt steht Fräulein STERZINGER, 1907, der allerdings nur die recht schwierig zu beobachtende *Amphiura squamata* in Exemplaren vorlag, welche bereits einen längeren Transport hinter sich hatten. Auf mechanische Reize reagierten ihre Tiere überhaupt nicht mehr durch Leuchten, dasselbe konnte nur durch starke chemische Reize hervorgerufen werden, S. 364. — STERZINGER betrachtet das Leuchten dieser Art als extracellulär; die Drüsen, welche den Leuchtstoff produzieren, liegen nach ihr in den Spitzen der Füßchen. Ich möchte hier nochmals (vgl. 1908 b, S. 168) darauf hinweisen, daß keiner der bisherigen Beobachter ein Leuchten der Füßchen wahrgenommen hat; QUATREFAGES schreibt das Leuchten den Armmuskeln zu (1843), PANCERI verlegt es in eine beschränkte Zone, »disposta ai lati di ciascun articolo delle braccia alle superficie dorsale dei medesimi, presso al punto, donde sortono i pedicelli«, 1878, S. 18, und gibt ein Bild des leuchtenden Tieres wieder. MANGOLD nennt 1907, S. 627, mit letzterem fast übereinstimmend, die proximalen Teile der Basalplatten der Stacheln, in denen Luminescenz auftritt. Soviel ich selbst an *Amphiura squamata*, wie an den andern Arten feststellen konnte, bleiben die eigentlichen Füßchen in ihrem gesamten Umfange stets dunkel.

STERZINGER schreibt nun den Füßchen zweierlei Schleim zu; dieselben produzieren leuchtendes und nicht leuchtendes Secret. Daß letzteres in großer Menge vorhanden ist, steht ganz mit meinen Untersuchungen im Einklang, wie wir ausführlicher im folgenden Abschnitt dieser Arbeit sehen werden. Die Anwesenheit von leuchtendem Schleim scheint mir aber nicht nur auf Grund der eben aufgeführten Beobachtungen fraglich.

Es bleibt bekanntlich die Scheibe von *Amphiura* dunkel, auch die in ihrem Bereich gelegenen Armteile, während die Radien phosphoreszieren, und STERZINGER berichtet darüber, S. 372: »Auffallend ist, daß sowohl die Mundfüßchen, als auch die Armfüßchen innerhalb der

Scheibe nicht leuchten, obwohl sie im Bau mit den übrigen Füßchen übereinstimmen; durch Färbungen ließ sich bei diesen Füßchen gewöhnlich kein Schleim nachweisen; auf einen Fall, wo Schleim zu beobachten war, werde ich zurückkommen. — Weiter unten erwähnt Verf. dann, sie habe an einer kleinen Partie zwischen zwei Mundfüßchen Schleimansammlungen gefunden, wahrscheinlich in einem Mundwinkel.

Auf Grund zahlreicher Schnittserien durch Scheiben von *Amphiura squamata*, welche gleich nach dem Fang fixiert wurden, kann ich demgegenüber feststellen, daß hinsichtlich des Vorkommens von Schleim in den Füßchen absolut kein Unterschied zwischen Mundfüßchen und Armfüßchen innerhalb und außerhalb der Scheibe zu konstatieren war. Sämtliche Füßchen waren in allen Serien reich mit Schleim versehen; die Armfüßchen im Scheibenbezirk oft sogar am reichlichsten. — Hinzu kommt, daß die von mir geschnittenen Tiere mannigfach fixiert waren. Da durch das Einlegen in verschiedene Konservierungsflüssigkeiten ein durchaus verschiedener Reiz ausgeübt wird, der einmal zu einem langen erschöpfenden Aufleuchten führt, ein andermal nur ein verhältnismäßig kurzes Aufleuchten vor dem Tode zuläßt, hätten die Präparate doch sehr verschiedene Stadien des Secretverbrauches zeigen müssen, wenn das Secret während des Leuchtens ausgestoßen wird. — Allein durchweg besaßen alle Füßchen fast gleiche Secretmengen. — Daß der Füßchenschleim, wie Frl. STERZINGER gemäß der Beobachtung von Dr. STEUER S. 370 berichtet, in Pfropfen weit ausgestoßen wird, ist dem Bau der Drüsenpapillen nach sehr einleuchtend. Hätte dieser Schleim aber eine Beziehung zur Luminescenz, riefte er sie hervor, so wäre das gewiß so vielen Beobachtern nicht entgangen.

Ferner ist weder mikroskopisch — sei es an Macerationspräparaten, sei es an Schnitten — noch durch Färbung ein Unterschied nachweisbar zwischen dem Füßchenschleim von *Amphiura squamata* und demjenigen der andern Ophiuren, die keinerlei Leuchtvermögen zeigen. Immerhin möglich, wenn auch nicht wahrscheinlich wäre ja, daß ein nicht wahrnehmbarer Unterschied in chemischer Zusammensetzung bestände, auf dem das Leuchten beruht.

Es scheint mir aber kaum annehmbar, daß die Füßchen der Arme von *Amphiura squamata*, soweit sie außerhalb der Scheibe liegen, zweierlei Schleim, leuchtenden und nicht leuchtenden, besitzen sollen, während die genau ebenso gebauten und eingerichteten Armfüßchen innerhalb des

Scheibenbereichs lediglich nicht leuchtenden Schleim produzierten.

Gelang es mir im vorigen Abschnitt auch nicht, mit unbedingter Gewißheit die bei *Amphiura squamata* in den Skeletplatten gefundenen drüsenartigen Zellen als Erreger der Lumineszenz zeigen zu können, so geht aus dem hier Gesagten hervor, daß wir wohl noch weniger den Füßschleim als Träger der Leuchtkraft unsres Tieres ansehen dürfen. Ich zweifle nicht daran, daß eine erneute mikroskopische Untersuchung am lebenden Tier volle Klarheit bezüglich des Leuchtvorganges schaffen wird; daß dann auch eine Entscheidung zugunsten einer der geäußerten Ansichten getroffen werden kann, ob *Amphiura squamata* intracelluläre bzw. intraglanduläre Lumineszenz besitzt oder extracelluläre.

## II. Funktion der Tentakel und Kletterfähigkeit.

### A. Spezieller Teil.

Eine 1904 erschienene Arbeit von ÖSTERGREN behandelt die Funktion der Tentakel bei den Schlangensterne. Er beobachtete, daß der nordischen *Ophiocoma nigra* ein bedeutendes Klettervermögen eigen ist. Beim Klettern geschieht die Fortbewegung hauptsächlich durch Bewegungen der Arme, während die Füßchen wesentlich nur Anheftungsmittel sind. Bei einem Besuch der biologischen Station zu Drontheim konnte ÖSTERGREN weiterhin feststellen, daß *Amphiura chiajei*, *Ophiopholis aculeata* und *Ophiura albida* imstande waren, auf glatten Glascheiben zu klettern. — Durch ÖSTERGRENS Arbeit angespornt, schenkte ich in Neapel der Fortbewegung der Ophiuren Beachtung, und suchte nach den Ursachen der Kletterfähigkeit, bei der mir die Tentakel die größte Rolle zu spielen schienen. Ich beobachtete, daß die Amphiuren: *filiformis*, *chiajei* und *squamata*, sowie *Ophiocnida brachiata* an der Wand eines Becherglases nach oben kletterten. Dabei fiel mir ein Unterschied in der Tentakelstellung auf. Während nämlich *Ophiocnida* hauptsächlich die Spitze und ihr naheliegende Stellen der kurzen, gedrungenen Tentakel rundum an die Glaswand zu bringen scheint, spreizen die Amphiuren, vor allem die beiden erstgenannten größeren Arten, meist die sehr langen Füßchen nach außen zur Seite und bringen die innere, der Ventralseite zugekehrte Hälfte derselben an das Glas. Für ein Festsaugen im Sinne ÖSTERGRENS 1904, S. 563, scheint mir aber wenig Wahrscheinlichkeit vorhanden, wie anatomische und histologische Untersuchung zeigt; beim kletternden Tier wird kein Hohlraum an den Papillen oder der Füßchenspitze gebildet, wovon man sich

durch die Lupe überzeugen kann. Dagegen sind die Füßchen vieler Arten oft klebrig; sie müssen also instande sein, Secret oder Schleim abzusondern, eine Eigenschaft, die bisher geringe Beachtung fand.

Fräulein STERZINGER gelang es nun jüngst, in den Tentakeln von *Amphiura squamata* und von *Ophiothrix fragilis* Schleim festzustellen. Sie nimmt an, daß der Schleim von den gewöhnlichen Epithelzellen insgesamt ausgeschieden werde und sich in den Intercellularen sammle. Auf diese Art seien ihre Beobachtungen am lebenden Tier, Macerationspräparate und Schnitte ohne große Schwierigkeit einheitlich zu erklären. — Immerhin wäre dieser Weg der Natur, wie Verfasserin selbst zugibt, ein etwas ungewöhnlicher; vgl. 1907, S. 372. — In der Tat sind jedoch bei fast allen von mir untersuchten Formen echte Drüsen- bzw. Schleimzellen in den Füßchen vorhanden, die bedeutende Größe erreichen können, wie wir gleich sehen werden.

Aus später zu rechtfertigenden Gründen möchte ich mit der Besprechung der dritten Familie, den Amphiuridae, siehe oben S. 305, beginnen. An erster Stelle steht dort

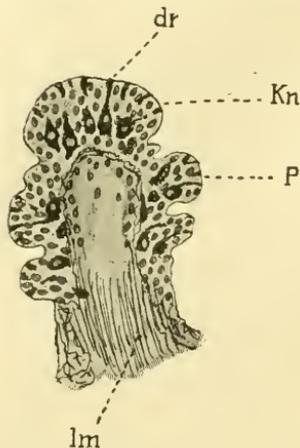
*Ophiopholis aculeata.*

Von dieser Form teilt ÖSTERGREN, op. cit., S. 564, mit, daß die Sinnesknospen noch stärker wie bei *Ophiothrix* entwickelt seien, und »an den Füßchen dichtgestellte, fast stachelförmige Papillen bilden, deren Länge kaum geringer ist, als der Diameter des dünnen ausgestreckten Füßchens«. Sehen wir uns nun einen mit Thionin behandelten Schnitt durch ein Füßchen an, so fallen uns am unteren Ende jeder Papille, dort, wo stark verdicktes Epithel und darunterliegendes Bindegewebe aneinander grenzen, große, oft undurchsichtige Flecke auf. Je nach Fixierung und Konzentration der Thioninlösung ist ihre Farbe tief rötlichviolett oder mehr ins Blau übergehend. Mit Mucikarmin nehmen sie eine rote Farbe an, während umliegendes Gewebe kaum tingiert wird. Von diesen Flecken ziehen dünne, feine Stränge zwischen den Epithelzellen durch zur Spitze der Papillen hin und endigen dort, nachdem sie eine kleine Verdickung erfahren haben. Wir haben Schleimzellen mit wohlentwickeltem Ausläufer vor uns. Der Inhalt ist ziemlich homogen, selten wenig gekörnt und färbt sich meist so energisch, daß ein Kern nicht immer zu erkennen ist. Letzterer ist groß, rundlich, wenig granuliert, und liegt fast immer etwa in der Mitte der Zelle. Im allgemeinen Habitus erinnern diese Zellen vielfach an die im ersten Teil beschriebenen Leuchtzellen der Stacheln. — Derartige Drüsenzellen sind in den Füßchen aller von mir untersuchter Arten

dieser und der folgenden sechsten, siebenten und neunten Familie vorhanden. In Lage, Verbreitung und Form treten mannigfache Modifikationen auf, welche ein näheres Eingehen rechtfertigen.

*Ophiactis virens.*

Eine Abbildung des Füßchens bringt SIMROTH 1876, in seiner um-



Textfig. 1.

*Ophiactis* ZEISS, D, Oc. 2.

fassenden Monographie dieser Art; vgl. Taf. XXXIV, Fig. 38. Er unterscheidet S. 487 zwischen dem Knopf, dem mehr oder weniger abgerundeten Ende der Tentakel, und den Papillen. Die nebenstehende Textfigur zeigt den Verlauf der Drüsengänge; es bezeichnet *Kn* den Knopf, *P* die seitlichen Papillen, *dr* eine Drüse. — Die Drüsen sind überaus zahlreich, und in den Mundfüßchen, wenn möglich noch stärker ausgebildet, wie in den Armfüßchen. Bei unserm Tier bleibt die Fähigkeit, Drüsen zu bilden, aber nicht auf das Epithel der Tentakel beschränkt; die Kieferplatte und die inneren Mundpapillen weisen ebenfalls Drüsen auf, deren

Zellkörper an der Basis der Epithelschicht zu liegen pflegt.

*Amphiura filiformis* und *chiajei*.

Bei diesen Arten, auf deren merkwürdige Kletterweise ich oben bereits hinwies, ist die Verteilung der Schleindrüsen abweichend. Betrachten wir die Fig. 19 und 20, Taf. XII, welche den Basalteil eines ausgestreckten und eines eingezogenen Füßchens von *Amphiura filiformis* zur Darstellung bringen. Zwecks leichteren Zurückziehens finden wir bei beiden Arten eine Epidermisfalte, wie eine solche für *Amphiura squamata* von STERZINGER, 1907, S. 362 und Taf. XXIII, Fig. 2, beschrieben wird. Jedoch ist dieselbe bei den größeren Arten nicht annähernd so stark ausgebildet wie bei *squamata*, verschwindet vielmehr bei ersteren beiden fast vollkommen, wenn das Füßchen stark ausgestreckt ist. Die Epidermisfalte ist im Besitze sehr kräftiger Drüsen; im übrigen finden wir solche nur an dem inneren, der Ventralfläche zugekehrten Teil der Füßchen auf ziemlich schwache Papillen verteilt bis gegen die Füßchenspitze hin, die selbst in der Regel fast frei von Schleindrüsen ist. Die genannte Epidermisfalte legt sich bei

ausgestrecktem Füßchen um, so daß die Drüsenöffnungen nach außen gehen, vgl. die Figuren. Die der Ventralfläche des Armes abgewandte, den Stacheln zugekehrte Hälfte der Füßchen fand ich stets schwächer entwickelt mit verhältnismäßig dünner Epithelschicht, ohne Papillen und ohne Drüsen. Im Querschnitt durch ein Füßchen bildet die mit Drüsen versehene Region also etwa einen Halbring an der Innenseite.

Aus dieser Anordnung ist aufs deutlichste zu erkennen, daß die Drüsen bei dem eigentümlichen Klettern eine Hauptrolle spielen, da die Tiere stets die Innenseite der Tentakel und eventuell Teile der Ventralfläche mit der Kletterfläche in Berührung bringen. Die Mundfüßchen hingegen und einige der nächstfolgenden großen Armfüßchen im Bezirk der Scheibe sind ganz ringsum überreich mit Drüsenzellen ausgerüstet, welche eine Dicke von 0,008—0,01 mm besitzen bei einem Kerndurchmesser von 0,005 mm. Ferner ist das gesamte Epithel der Ventralseite, vornehmlich wieder, wie bei *Ophiactis*, das Epithel der Mundteile, von Drüsengängen durchsetzt. Die Zellen selbst liegen meist tiefer, oft sogar im eigentlichen Bindegewebe der Kalkgrundsubstanz. — An Schnitten läßt sich mitunter erkennen, daß die Ausführungsgänge der Drüsen sich nach außen ein wenig verdicken, plötzlich enger werden und eine ich möchte sagen becherförmig sich erweiternde Mündung haben, wie wir das bei *Ophiocnida* deutlicher sehen werden.

#### *Amphiura squamata.*

Ich muß bei dieser Art nochmals etwas näher auf die Arbeit von Frl. STERZINGER, 1907, eingehen. Meine Auffassung bezüglich der Ursache der Lumineszenz habe ich oben klargelegt. Es handelt sich hier lediglich um die Weise der Schleimentstehung und -aufspeicherung im Füßchen. Schon die Befunde an den andern untersuchten Arten, vornehmlich an den eben genannten Amphiuren, machen es höchst unwahrscheinlich, daß hier plötzlich ein ganz verschiedener Weg zur Erreichung desselben Zieles beschritten werde. Bei *Amphiura squamata* soll nach genannter Verfasserin der Schleim von den Zellen des äußeren Epithels an der Spitze der Füßchen insgesamt secerniert werden, sich in den Intercellularräumen sammeln und durch bestimmte Öffnungen in kleinen Papillen am vordersten Ende des Füßchens ausgestoßen werden; op. cit., S. 380, sowie Fig. 6, 7, Taf. XXIII. — In der Tat liegen die Verhältnisse hier genau so wie bei den andern Arten; eine Besonderheit bieten nur die Ausführöffnungen, deren Struktur ich der Beschreibung STERZINGERS S. 362 entsprechend fand. Allerdings ist ein Eindringen in den histologischen Bau hier erschwert durch die Größe

und dichte Lagerung der Epithelkerne. Dennoch gelingt es an günstigen Stellen, den Ausführgängen ins Innere zu folgen. Beim ganz eingezogenen Füßchen stoßen wir etwa in Höhe der Epidermisfalte auf die eigentlichen Drüsenkörper, vgl. Fig. 5, Taf. XI. Dieselben sind auf eine kleine Region beschränkt, die Ausführgänge laufen einander ziemlich parallel zu ihren einzelnen Papillen. Würde es sich um ganz beliebige Interzellularräume und nicht um bestimmte Bahnen handeln, so wäre schwer eine Erklärung zu finden, warum der von der Gesamtheit der Epithelzellen produzierte Schleim sich regelmäßig gerade vor den bestimmten Öffnungen sammelte und nicht auch an beliebigen andern Stellen. — Daß der Schleim jedesmal unmittelbar vor einer Öffnung, wie bei allen andern Arten, so auch hier, sich in größerer Menge ansammelt, daß der zur Peripherie führende Strang sich in deren Nähe verdickt, scheint mir einen praktischen Zweck zu haben; den Tieren steht, dank dieser Einrichtung, zum Anheften augenblicklich eine größere Menge von Klebesubstanz zur Verfügung, als wenn dieselbe erst durch den dünnen Gang hervorgepreßt werden müßte.

Selten sind mir bei *Amphiura squamata* Schleimdrüsen zu Gesicht gekommen, welche nach den Füßchenseiten Ausführgänge entsenden, wie das bei beiden vorherbesprochenen Arten in der Regel der Fall ist. Vielmehr ziehen im allgemeinen sämtliche Schläuche zur Tentakelspitze. Waren aber seitliche Mündungen vorhanden, so lagen dieselben auch stets nach innen, d. h. der Ventralfläche zugewandt, niemals nach außen hin, wohl aus dem gleichen Grunde, daß die Außenseite seltener mit einer etwaigen Kletterfläche in Berührung gebracht wird. In Fig. 5, Taf. XI sehen wir zwei solcher seitlicher Drüsengänge an der Epidermisfalte, während die übrigen zur Füßchenspitze ziehen.

Laut einer brieflichen Mitteilung MANGOLDS können die frühzeitig der Mutterscheibe entnommenen Jungen sofort an einer Glaswand hochklettern. Es steht dies in Einklang mit meinen Befunden, daß bereits bei jungen Tieren von  $1\frac{1}{2}$ —3 mm Armlänge die Füßchen mit Schleimdrüsen und Gängen, allerdings in schwächerer Entwicklung wie bei den Alten versehen sind. Auch nach STERZINGER, 1907, S. 373, zeigte sich an eben ausgeschlüpften Tieren »mit Thionin eine rötliche Färbung am terminalen Ende der Füßchen, die auf bereits vorhandenen Schleim hinwies.«

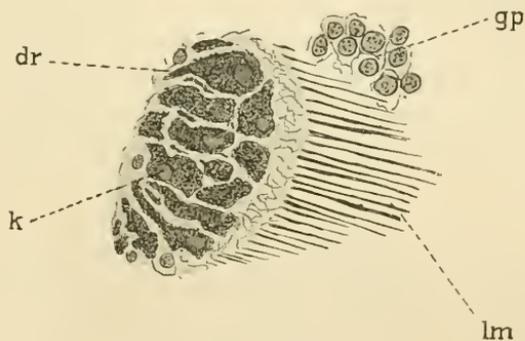
#### *Ophiocnida brachiata.*

Diese Ophiure, deren Füßchen nebst Verteilung der Drüsen Fig. 21, Taf. XII zur Anschauung bringen soll, läßt den histologischen Bau der

Zellen und Gänge in allen Einzelheiten aufs schönste erkennen. Eine ungemein starke Ansammlung von Drüsenzellen findet sich zunächst im Basalteil des Füßchens, gleich an der Austrittsstelle desselben. Es besteht dort ein Halbring an der Innenseite, d. h. an der Hälfte des Tentakels, welche der Ventralplatte benachbart ist. Die Drüsen dieses Halbringes sind sehr gedrungen gebaut, liegen dicht an- und übereinander und haben kurze Ausläufer. Ihre Kerne sind in mittleren Armteilen selten und undeutlich zu erkennen.

Weiter zur Spitze der einzelnen Füßchen hin besitzt jede Papille in ihrem unteren Teil viele Drüsen von unregelmäßig rundlicher Gestalt, wie Fig. 4, Taf. XI bei etwa 1000 facher Vergrößerung zeigt. Verlauf und Bau des ausführenden Ganges ist zunächst einfach und dünn, verbreitert sich dann langsam, verengt sich plötzlich wieder sehr stark unmittelbar vor der Mündung und bildet hier eine kleine Ausbuchtung, die man häufig noch mit Secret gefüllt antrifft. Ähnliche Verhältnisse fanden sich, wie oben erwähnt, bei *Amphiura filiformis* und *chiajei*. Die Größe der Drüsenzellen von *Ophiocnida* beträgt etwa 0,008 mm; des Kernes 0,004 mm.

Besonders kräftig entwickelt zeigen sich alle Drüsen an den Füßchen der Armspitze, wo auch der Halbring der Füßchenbasis ungemein charakteristisch hervortritt. Nebenstehende Textfig. 2 zeigt Drüsen



Textfig. 2.

*Ophiocnida*. Drüsenzellen des Halbringes. ZEISS, F, Oc. 4.

des Halbringes in typischer Ausbildung. Wir bemerken in einigen der Drüsen, *dr*, deutlich die Kerne, *k*; seitlich ist angeschnittene Längsmuskulatur des Füßchens mit *lm* bezeichnet. *gp* sind Zellen des Ganglion pedale, welches in distalen Armteilen sehr nahe an dem Drüsenkomplex liegt. — Bei den Mundfüßchen, die im übrigen mit den Armfüßchen übereinstimmen, habe ich den basalen Drüsenhalbring vermißt. Das ventrale Epithel der Scheibe ist von Schleimzellen gänzlich frei.

#### *Ophiopsila annulosa* und *arunea*.

Seltsam erscheint es mir, daß es mir nie gelungen ist, an den Füßchen dieser beiden Arten Schleim- oder Drüsenzellen mit wünschens-

werner Sicherheit nachzuweisen. Ich habe zu dem Zweck jede mögliche Tinktion angewandt, ohne aber ganz deutliche Bilder zu erhalten. In meiner früheren Arbeit über die Ophiopsilen beschrieb ich die Füßchen und bildete Papille und Nervenverlauf ab; 1908 a, S. 189; Fig. 10, Taf. X. Ich glaubte dort einzelne, deutlich sich abhebende Zellen an der Peripherie der Papillenspitze als Sinneszellen bezeichnen zu müssen. Es sind lange, schlauchförmige, nach innen sich verdünnende Zellen, deren gestreckte Kerne an der Basis lagern. Durch die Bearbeitung weiteren Materials, und vor allem durch Beobachtungen an *Ophiothrix*, wurde ich schwankend, ob meine damalige Auffassung die richtige gewesen sei, und ob wir es nicht auch hier mit Drüsenzellen zu tun hätten. Für letzteres habe ich aber keinerlei sichere Anhaltspunkte gefunden; die fraglichen Zellen reagieren auf viele Farbstoffe gar nicht, auf Thionin nur schwach und mit etwas anderm Ton, wie die sonstigen Drüsenzellen. Am deutlichsten werden sie durch Eisenhämatoxylin-Rubintinktion. Mucikarmin hatte geringe Wirkung. Immerhin liegt die Möglichkeit vor, daß es sich, trotz schlechter Reaktion auf Färbemittel, dennoch um Drüsen von etwas andrer Secretion handelt; MANGOLD bezeichnet nämlich die Füßchen von *Ophiopsila* als klebrig, sagt auch, beide Arten seien ziemlich geschickte Kletterer; ich habe leider niemals eine kletternde *Ophiopsila* beobachten können.

#### *Ophiocoma.*

Aus der Gattung *Ophiocoma* standen zwei Arten zu meiner Verfügung, *Ophiocoma scolopendrina* von den Wallisinseln und *Ophiocoma nigra*. Beide Arten sind mit äußerst kräftigen Füßchen versehen; diese sind ringsum mit Papillen besetzt, welche aber niemals die Größe der Papillen von *Ophiothrix* oder *Ophiopholis* erreichen. Das Ende der Füßchen ist, wie bereits ÖSTERGREN, 1904, S. 561, sagt, etwas verdickt und abgerundet. Derselbe Verfasser beobachtete gerade *Ophiocoma nigra* in Hinsicht auf ihre Bewegungen; sie bewegt sich nach ihm gewandter und schneller als irgend ein andres beobachtetes Echinoderm, klettert an vertikalen Glasscheiben hoch und läuft förmlich auf glatten Scheiben. — Ich war hiernach durchaus nicht überrascht, als ich durch Schnitte feststellen konnte, daß bei beiden *Ophiocoma*-Arten die Muskulatur der Füßchen auffallend stark entwickelt ist, und daß vor allem wieder überall im Epithel der Füßchen die kräftigsten Secretzellen vorhanden sind.

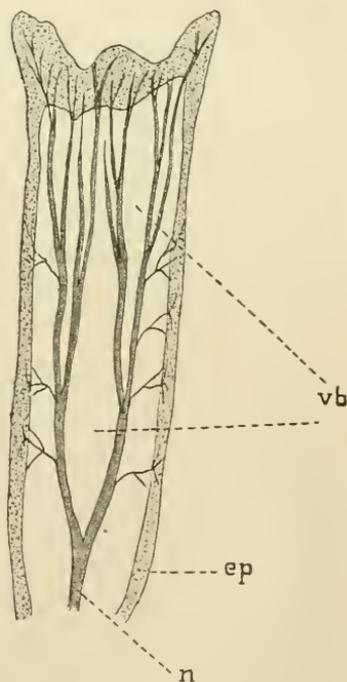
Die Art und Weise der Bewegung schildert ÖSTERGREN weiterhin wie folgt: »Die Füßchen strecken sich in der Richtung der Locomotion

vor, befestigen sich an der Wand, lösen sich wieder, wenn der Arm ihre Anheftestelle passiert hat, und strecken sich dann sofort wieder nach vorn. Durch Kontraktion, wie das bei Asteriden der Fall ist, wirken die Füßchen nur sehr wenig und selten mit.« ÖSTERGREN schreibt nun dieser und andern Arten die Fähigkeit zu, sich festzusaugen.

Daß letzteres der Fall sei, bezweifelt bereits Frh. STERZINGER, op. cit., S. 379, und auf Grund der bisherigen von uns aufgezählten histologischen Befunde scheint mir nur ein Ankleben in Frage zu kommen, da keine Spur einer Saugscheibe vorhanden ist, wohl aber überall, und zwar in größter Menge, secernierende Zellen bestehen. Im folgenden allgemeinen Teil komme ich ausführlicher auf den Gegenstand zurück.

### *Ophiomastix annulosa.*

Dies ist die einzige Ophiurenart, bei welcher schon seit längerer Zeit, wie ich bereits in der Einleitung bemerkte, Drüsen festgestellt worden sind. HAMANN fand dieselben in den auffälligen, dieser und einigen andern Gattungen zukommenden, Keulenstacheln, 1889, S. 29. Dank der Liebenswürdigkeit von Geheimrat LUDWIG konnte ich diese Art ebenfalls untersuchen. Ich entkalkte die ganzen, ungemein kräftigen Stacheln und stellte Längs- und Querschnitte her. Die Befunde HAMANN'S und LUDWIG'S kann ich nur bestätigen; es handelt sich um tiefgehende Drüsenzellen, die, soviel ich erkennen konnte, auch zuweilen verzweigt und mehrkernig sind. Ergänzend möchte ich nur hinzufügen, daß solche Drüsen nicht nur am obersten Teil des Stachels, sondern ganz ringsum in dem überall mächtig verdickten Epithel vorkommen. Die Innervierung der Epithelschicht ist so stark, wie ich sie sonst nirgends angetroffen. Die Nervenfasern ziehen teils zu den Drüsenzellen, verbreiten sich aber auch durch das ganze Epithel. Der Inhalt der



Textfig. 3.

*Ophiomastix.* Schema des Nervenverlaufs im Keulenstachel

Drüsen ist anderer Natur, wie der der Füßchendrüsen; er reagiert in sehr geringem Maße auf Thionin und Mucikarmmin. Ich schließe mich HAMANNS Ansicht an, daß wahrscheinlich ein Giftsecret zur Abwehr ausgeschieden wird; außerdem aber dürften die Stacheln vermöge ihrer Größe und starken Innervierung als Tastorgane dienen. Da auch der Verlauf des Hauptnerven im Stachel abweicht, möchte ich mit ein paar Worten auf die Verhältnisse eingehen. Im allgemeinen zieht bekanntlich durch die bindegewebige Achse des Stachels ein mehr oder weniger solider Nervenstrang, der seitlich feine Ausläufer entsendet. Bei unsrer Art ist die Verkalkung des Bindegewebes so weit nach innen fortgeschritten, daß für einen soliden Strang kein genügender Platz vorhanden wäre. So sehen wir in der obenstehenden Textfig. 3, daß der Hauptnerv sich kurz nach dem Eintritt in den Stachel in zwei Äste gabelt; jeder von diesen teilt sich kurz darauf wiederum und so fort, so daß endlich ein reguläres dichotomisches System zustande kommt. Zum Seitenepithel werden hin und wieder feinere Zweige abgegeben; die Hauptinnervation aber geht zum Epithel der Spitze. Der Hauptnerv ist mit *n*, das Epithel mit *ep*, die Masse der ganz verkalkten Grundsubstanz mit *vb* bezeichnet.

Was die Füßchen von *Ophiomastix* anbetrifft, so unterscheiden sie sich wenig von denen der vorhergehenden Art. Sie sind kräftig gebaut, zeigen starke Längsmuskulatur und zahlreiche Papillen. Ihr Epithel ist fast überreich mit Drüsengebilden durchsetzt, welche den typischen Bau zeigen: Die Drüse selbst in der Tiefe des Epithels gelegen und mit ziemlich kleinem Kern versehen, entsendet einen verschieden langen Ausläufer durch das Epithel, welcher vor seiner Mündung eine schwache Verdickung erfährt.

#### *Ophiothrix echinata* und *fragilis*.

Es waren hauptsächlich diese beiden Arten, welche mich zunächst zu einer Neuuntersuchung der Tentakel aller mir erreichbarer Ophiuren brachten. Von beiden stellte ich Macerationspräparate frischer Tiere und zahlreiche Schnitte her. Das Resultat war ein doppeltes: ich fand zuerst dieselben Schleimzellen, wie wir sie bei den andern Arten kennen lernten; dann aber traten ferner bei Thionin-Säurefuchsin-Färbung in der Mitte jeder Papille lange, schlauchförmige, mit rötlichen Körnchen gefüllte Gebilde auf. Mit den bisherigen Beschreibungen konnte ich meine Befunde nicht ganz in Einklang bringen. HAMANN schilderte 1889, S. 21 die von ihm Sinnesknospen benannten Papillen und bildete sie ab, Taf. IV, Fig. 3 u. 4. Desgleichen stellt er sie 1900, Taf. VI, Fig. 3 u. 4 dar und sagt S. 818 unter anderm: »Ihre Gestalt kann mit

der eines Kegels verglichen werden. Die Spitze, die etwas kugelig aufgetrieben ist, läßt noch an Spirituspräparaten feine Stäbchen erkennen, die Sinnesborsten. Der vordere Abschnitt dieser Sinnesknospen zeigt eine Längsstreifung; unterhalb derselben sind Kerne in mehreren Reihen übereinander angeordnet, die zu fadenförmigen Sinneszellen gehören, die in einer kaum hervortretenden Anschwellung ihrer Zellsubstanz den Kern tragen.«

Von den feinen Stäbchen oder Sinnesborsten fand ich weder bei Macerations- noch bei Schnittpräparaten je eine Andeutung. Auch CUÉNOT sagt 1891, S. 517 diesbezüglich: »je n'ai pu voir de cils vibratiles sur celle-ci«, stimmt aber im allgemeinen HAMANN bei. Er fügt dann hinzu: »Dans les préparations colorées à la safranine, on remarque sur un grand nombre de papilles des corpuscules fusiformes, vivement colorés en rouge, de forme variable, placés entre les filaments cellulaires.«

Betrachten wir nun unsre Fig. 6, 7 und 8, Taf. XI, welche eine ganze Papille im Längs- und Querschnitt, sowie die Hälfte einer Papille im Längsschnitt, letztere sehr stark vergrößert, darstellen. Von Thionin violett tingiert, bemerken wir zunächst die uns schon von andern Arten wohlbekannten Drüsenzellen in typischer Ausbildung. Diese wurden von HAMANN und CUÉNOT infolge der andern angewandten Färbemittel übersehen. Jüngst fand sie STERZINGER, op. cit. S. 374 und Fig. 9, Taf. XXIII, jedoch nur teilweise bereits auf. Es entgingen ihr nämlich hier wie bei *Amphiura* die tief im Innern gelegenen Zellkörper der Drüsen. Diese liegen am Grunde der Papillen, und zwar stets peripher kreisförmig angeordnet, wie aus dem Querschnitt Fig. 7 ersichtlich ist. STERZINGER fand nur die oberen Teile der Ausführungsgänge und hielt die Epithelzellen insgesamt für Schleimproduzenten, op. cit. S. 375.

Die Drüsenzellen sind im allgemeinen langgestreckt und besitzen einen undeutlich sichtbaren Kern zumeist in ihrer Mitte. Die Dicke der Zellen beträgt etwa 0,006—0,008 mm, der Durchmesser des Kernes 0,004 mm. Wie immer verdickt sich auch hier der letzte Teil des Ausführungsganges allmählich. Es fiel mir auf, daß STERZINGER in Fig. 9 die Papillen wie HAMANN mit langen Sinneshaaren versehen zeichnet; im Text tut sie der letzteren keine Erwähnung. Genau an den Stellen nämlich, an welchen HAMANN die fadenförmigen Sinneszellen mit ihren Borsten sah, liegen eigenartige, schlauchförmige Gebilde mit intensiv rotem Inhalt. Während die peripheren violetten Zellen fast niemals körniges, sondern hauptsächlich homogen schleimiges Secret zeigen, bergen diese mittleren Schläuche, die an der Spitze des etwas aufgetriebenen Papillenköpfchens münden, ausschließlich gröbere, unregelmäßig

verteilte Körnchen, welche Säurefuchsin rasch annehmen. Bei stärkerer Vergrößerung, Fig. 8, heben sich die etwas verbreiterten Endteile der Schläuche durchsichtig glashell ab; ins Innere der Papillen hinein führen Körnchenbahnen, welche sich im einzelnen schwer verfolgen lassen. Sie enden zwischen der Mitte der Papille und dem unteren Papilleneude in kleineren oder größeren Ansammlungen und Haufen. Ob wir diese Ansammlungen als Einzelzellen anzusprechen haben, oder ob sie bestimmten Zellgruppen zugehören, darüber konnte ich mir kein Urteil bilden. Unstreitig haben wir hier CUÉNOTS »corpuscules fusiformes«, vgl. oben 1891, S. 517, vor uns, die er zwischen den Zellfilamenten wahrnahm.

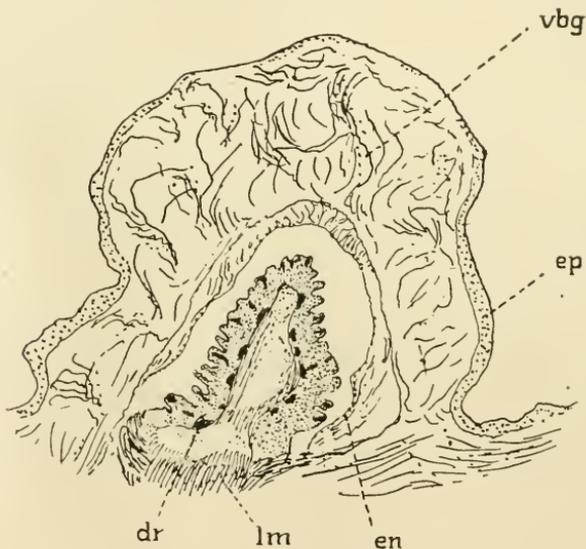
Ich bin der Ansicht, daß es sich wieder um Drüsen, keinesfalls aber um Sinneszellen handelt. Welcher Art aber diese von den Schleimdrüsen so überaus verschiedenen Gebilde sind, ist mir unklar geblieben. Ob sie etwa der Verteidigung, oder einem ähnlichen Zweck dienen, würden nur Experimente am lebenden Tier dartun können. Daß die roten Drüsen und die violetten etwa verschiedene Zustände in der Drüsen-tätigkeit sind, wie ich zuerst annahm, ist ganz ausgeschlossen. Beide Drüsenarten bleiben nämlich überall auf die bestimmten Stellen beschränkt; die einen bilden die Mitte und münden auf dem Köpfchen der Papille, die andern liegen im Kreis ringsum. Niemals findet man Übergänge zwischen ihnen; stets ist die Färbung eine ausgesprochen hellrote bzw. violette, stets der Inhalt jener körnig, der dieser schleimig. Außerdem finden sich in dem gesamten Epithel der Ventralfläche der Scheibe, sowie der Mundteile wohl die violetten, niemals aber rote Gebilde, welche letztere ausschließlich den Füßchen zukommen. — Die vom Längsnerv der Füßchen abgehenden Nervenstränge fand ich nicht annähernd so ausgesprochen in Äste und Zweige gegabelt, wie HAMANNs vielleicht etwas schematisierte Abbildungen zeigen. Vielmehr ähneln die Bilder der Nerven ausstrahlungen von *Ophiothrix* der von mir 1908, Taf. X, Fig. 10 gegebenen Zeichnung von Papillen der *Ophiopsila*.

Nach den allgemeinen Befunden sind mir Zweifel aufgestiegen, ob die Füßchen bzw. Papillen der vorstehend beschriebenen Arten überhaupt an erster Stelle eine so große Rolle bei der Sinnestätigkeit spielen, wie das bisher angenommen wurde, ob wir sie also mit vollem Recht als reine Sinnesknospen bezeichnen können, oder ob nicht etwa eine andre Funktion, nämlich die locomotorische, bei weitem den Vorrang hat.

*Gorgonocephalus arborescens.*

Wir wenden uns nunmehr der neunten Familie zu, aus der mir leider nur obige Art zur Untersuchung vorlag. War das Material auch nicht hinreichend konserviert, um einen Einblick in feine histologische Einzelheiten zu gewähren, so ließ sich doch manches mit wünschenswerter Genauigkeit feststellen.

Im Bereich der Scheibe, sowie an den proximalen Armteilen bemerken wir an den Stellen, wo die Füßchen austreten müssen, kugelförmige größere und kleinere Gebilde; vgl. LYMAN, 1882, Taf. XXXVI, Fig. 19 r. Nähere Untersuchung ergibt, daß es sich um ziemlich stark verkalkte Epidermisbildungen handelt, welche die Füßchen als Schutzeinrichtung umhüllen. Schneiden wir eine der Kugeln, so erhalten wir ein Bild, wie es in untenstehender Textfigur wiedergegeben ist. Das



Textfig. 4.

*Gorgonocephalus.* Füßchen in Schutzhülle. Erklärung im Text. ZEISS, A, Oc. 2.

kugelförmige Gebilde zeigt außen ein hohes Epithel *ep*, wie CUÉNOT es bereits 1891, S. 348 für Scheibe und proximale Armteile beschreibt. Am oberen Pole wird das Epithel schwächer und verschwindet stellenweise ganz. Bei jungen Tieren dürfte es vorhanden sein, aber bald abgenutzt werden, wie ja auch das Epithel der Armspitzen sich abnutzt und diese später nackt erscheinen. Nach innen zu folgt auf das Epithel eine mächtig entwickelte, verkalkte Bindegewebslage *vbg*, und endlich

ein einschichtiges dünnes Endothel *en*. In dem zu Beginn der Arme fast ganz umschlossenen Raum der Kugel — es gelang mir nur unter Schwierigkeit, hier die kleine Austrittsöffnung zu finden — liegt das Füßchen. Weiter distal ist stets für letzteres am oberen Pol der Kugel eine größere Öffnung leicht wahrzunehmen. Gegen die Armspitzen zu verschwindet die Kugelbildung sehr bald vollständig, und die Füßchen liegen frei.

Sehen wir nun bereits in umstehender Figur überall am Füßchen mit *dr* bezeichnete Secretansammlungen, so nehmen diese, je weiter wir uns von der Scheibe entfernen, um so mehr zu. An den Armenden sind sie in einer Häufigkeit vorhanden, wie kaum bei einer der vorhergehenden Arten. Die Produktion des Schleimes scheint in ähnlichen Zellen vor sich zu gehen, wie bei jenen. Die Längsmuskulatur *lm* ist ziemlich stark entwickelt, den Nervenverlauf konnte ich leider nicht sicher verfolgen. — CUÉNOT sagt von dem starken Epithel der Scheibe und des Armbeginns 1888, S. 36: je n'ai pu voir, s'il contenait des cellules glandulaires. Ich fand gleichfalls keine Drüsen in diesem Epithel. Dieselben scheinen nur auf die Füßchen beschränkt zu sein.

So finden wir also *Gorgonocephalus* aufs beste für seine kletternde Lebensweise — die Tiere leben vorzüglich auf Hornkorallen — ausgerüstet; die fein verzweigten, beweglichen Armspitzen, die an den ganzen Armen zahlreich anwesenden Häkchen zum Anklammern, endlich die drüsigen Füßchen bieten jede mögliche Hilfe und Unterstützung. ÖSTERGREN, 1904, S. 564, glaubt allerdings, daß gerade bei den Astrophytiden die Füßchen kaum mehr eine locomotorische Rolle spielen. Die Drüsen jedoch, die ebenso wie bei den meisten andern Ophiuren ausgesprochene Schleim-, nicht Giftdrüsen sind, scheinen mir wohl auf eine starke Verwertung der Füßchen bei Locomotion und Anhaften hinzuweisen.

#### *Ophiomyxa pentagona.*

Eine eigenartige Stellung, wie im System, so auch in bezug auf ihre Drüsen nehmen die *Ophiomyxa*-Arten ein. Ich möchte sie an dieser Stelle besprechen, weil sie in gewissem Sinne einen Übergang bilden von den bislang erwähnten Arten zu den folgenden. Trafen wir bei den vorigen regelmäßig in den Füßchen Drüsen und Secret an, so fehlt dieses fast ebenso regelmäßig bei den weiteren Vertretern dieser achten, sowie der ersten und zweiten Familie.

Ziehen wir eine lebende *Ophiomyxa* aus dem Wasser, so ist dieselbe über und über mit einem etwas weißlichen, klebrigen Schleim bedeckt.

Dieser stammt aus Drüsen, welche über die gesamte Körperhaut des Tieres in Mengen zerstreut liegen. Ich stellte sie zuerst mittels Thionin fest und konnte sie dann durch Mucikarmin bestätigen. Bisher entgingen sie meines Wissens der Beobachtung, da sie sich andern Farbstoffen gegenüber fast ganz indifferent verhalten. HAMANN gab 1889, Taf. V, Fig. 5, sowie in BRONNS Klassen und Ordnungen, 1900, Taf. II, Fig. 15, einen Schnitt durch die Körperhaut von *Ophiomyxa pentagona* wieder, ohne Drüsenzellen darzustellen. Die gleiche Abbildung brachten DELAGE und HÉROUARD noch 1903, S. 111.

Die Drüsenzellen sind meist gedrungen gebaut, oft aber auch lang ausgezogen; im ersteren Falle gehören sie ganz dem Epithel an, im letzteren selteneren Fall reichen sie tief ins Bindegewebe hinein. Ihr Inhalt ist homogen schleimig, gänzlich körnchenfrei; lange Ausführungsgänge sind nicht vorhanden; die Cuticula wird in einer kurzen feinen Spitze durchbrochen, wie aus Fig. 24, Taf. XII leicht zu ersehen ist. Auffällig ist stets eine große Ansammlung von Kernen in der Nähe der Basis dieser Zellen. Zuweilen scheint es als ob diese Kerne, die übrigens den Kernen des Epithels gleichen, im Innern der Drüse lägen, oft hat man den Eindruck, die Kerne seien der Drüsenwand nur dicht angelagert. Sicherheit hierüber konnte ich nicht unbedingt erlangen. Ein unterscheidbares größeres Kerngebilde im Innern, wie wir es bei den Drüsen der andern Arten feststellen konnten, ist jedenfalls nicht vorhanden.

Demnach kann ich mir nur denken, daß eine ganze Anzahl von Epithelzellen sich am Aufbau der Drüse beteiligen. Diese würden ins Innere rücken, wie es ähnlich bei der Entstehung der Giftdrüsen von *Echinaster sepositus* der Fall ist. Während aber BARTHELS 1906, S. 640, an den Armspitzen von *Echinaster* die Bildungsweise der Drüsen verfolgen konnte, ist mir dies bei *Ophiomyxa* nicht gelungen. Jugendstadien waren nicht zu meiner Verfügung, und ich muß also vorläufig die Frage der Drüsenentwicklung unbeantwortet lassen. Durchschnittlich beträgt die Länge der Drüsen unsres Tieres 0,032 mm, kann aber auch oft viel erheblicher sein; die fast stets gleichbleibende Breite mißt 0,009 mm, der Durchmesser der Kerne 0,004 mm.

Interessant ist bei den *Ophiomyxa*-Arten der Schutz der Tentakel. Bekanntlich sind alle Teile, sogar die Stacheln, von der dicken, kalkhaltigen Körperhaut überzogen. So fand ich denn auch die Tentakel in einer rüsselförmigen Scheide liegen, welche in Fig. 23, Taf. XII ganz, in Fig. 22 im Längsschnitt mit dem im Innern gelegenen, zurückgezogenen Tentakel abgebildet ist. Während nun letzterer niemals eine

Spur von Schleimbildung oder Schleimzellen aufweist, finden wir die Scheide, besonders die Endlippen, mit Drüsenzellen förmlich übersät. Das Epithel der Tentakel ist überaus stark verdickt, der Längsnerv mit zahlreichen Ausläufern gut entwickelt. Dahingegen zeigt sich die Längsmuskulatur weniger kräftig ausgebildet.

Bei unserm Tier nun dürften die Tentakel sehr wenig oder gar nicht der Fortbewegung dienen, die meinen Beobachtungen nach äußerst gewandt nur mit Hilfe der geschmeidigen Arme bewirkt wird, indem diese schlängelnde Bewegungen machen. Der Tentakel ist reiner Tast- und Sinnesapparat, zum Festsaugen oder -kleben gänzlich ungeeignet. Das Vorhandensein der Scheide deutet darauf hin, daß wir es mit einer schutzbedürftigen, empfindlichen Einrichtung zu tun haben; der Tentakel kann auch nicht sehr weit aus der Scheide herausgestreckt werden, wovon ich mich oft am lebenden Tier überzeugte.

Daß der von den Drüsen der Körperhaut von *Ophiomyxa* ausgeschiedene Schleim anderer Natur ist, wie das Klebsecret der Füßchen der vorher besprochenen Arten, läßt sich in etwas bereits aus dem verschiedenen Verhalten gegen Farbstoffe schließen. Die Drüsen färben sich hier nämlich mit Thionin nicht rot- oder bläulichviolett, sondern bräunlich und reagieren auf Mucikarmin viel schwerer wie jene. — Genügt die mikrochemische Reaktion auf Farben allein auch nicht, um zu einer Gewißheit zu führen, so deutet doch alles darauf hin, daß wir bei *Ophiomyxa* ein Abschreckungs- und Schutzsecret annehmen müssen.

Aus den nunmehr zu besprechenden Familien, der ersten und zweiten nämlich, die unter dem Namen Brachyophiuren als Unterordnung zusammengefaßt sind, standen mir leider bedeutend weniger Arten lebend und zur histologischen Untersuchung zur Verfügung.

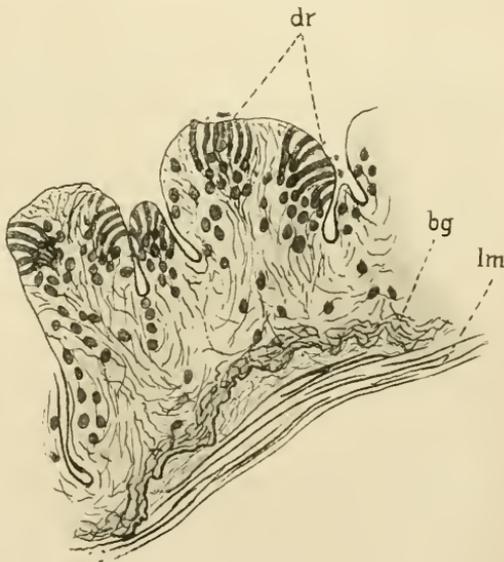
Die Tentakel dieser Arten entziehen sich im allgemeinen mehr der Beobachtung; sie sind außerordentlich gut geschützt, können meist ganz in den Radius, oder doch unter bestimmte Skeletplatten zurückgezogen werden, während das bei den zuerst besprochenen Nectophiuren nur teilweise zu geschehen pflegt. Diese Schutzeinrichtung tritt uns gleich bei den beiden Ophiodermen: *januarii* von Rio de Janeiro, und *lacertosum* = *longicauda* Retz von Neapel entgegen. Bei beiden Arten, besonders bei der letzteren, sind die Füßchen sehr klein. Auf Schnittserien zeigt sich der Bau derselben mit unbedeutenden Modifikationen der HAMANNSCHEN Abbildung von *Ophioglypha albida* 1900, Taf. VI, Fig. 1, entsprechend. Besonders stark ist das Ganglion und der Längs-

nerv der Tentakel ausgebildet, verhältnismäßig viel stärker wie bei den im vorigen Abschnitt besprochenen Formen. Auffallend aber ist vor allem das gänzliche Fehlen jeder Drüsen und Secrete in Mund- und Armtentakeln.

Ebensowenig im Besitze von Drüsen ist die nun folgende Tiefseeform *Ophiomusium*, aus einer Tiefe von etwa 2300 Faden stammend. Bei ihr sind die Tentakel aufs alleräußerste reduziert; wir ersehen das deutlich aus Fig. 25, Taf. XII. Die Muskulatur ist ausnehmend schwach, das Epithel ziemlich gut entwickelt, aber nur an der Spitze sehr kernhaltig. Um so kräftiger tritt der Nervenzug sowie das Tentakelganglion in Erscheinung.

Ähnlich gebaut sind fernerhin die Tentakel der *Ophiura tumulosa*, welche gleichfalls der Tiefsee, etwa 2000 Faden, angehört. Auch ihr kommen keinerlei Drüsen zu; die ganzen Tentakel sind unansehnlich und schwächlich.

Etwas verweilen müssen wir bei *Ophiura ciliata* = *Ophioglyphalacertosa*, da diese Form ein ganz eigenartiges Verhalten zeigt. Sie ist nämlich die einzige der Brachyophiuren, bei der ich in den Tentakeln auf Drüsen traf; aber nicht alle Tentakel sind mit solchen versehen. Dieselben scheinen sich auf etwa die Hälfte der einzelnen Radien zu beschränken, und zwar auf die proximalen, der Scheibe anliegenden Hälften, während die Tentakel der Armspitzen der Drüsen ganz oder fast ganz entbehren. Auch ist die Basis und untere Hälfte jeden Füßchens frei von Drüsen, nur die distale Hälfte ist von ihnen be-



Textfig. 5.

*Ophiura ciliata* Papillen mit Drüsen. ZEISS. Obj. D,  
Oc. 4. Erklärung im Text.

setzt. Ich gebe umstehend das Bild mehrerer Papillen eines nahe der Scheibe gelegenen Tentakels, mit ihren wohlausgebildeten Drüsen. Wir bemerken, daß die Drüsen *dr*, stets gruppenweise angeordnet sind, und

daß auf jede Papille des etwa halb eingezogenen Füßchens eine bis drei derartiger Gruppen von verschiedener Größe kommen. Die einzelnen Secretzellen sind ziemlich lang gestreckt, reichen nicht sehr tief ins Innere und besitzen einen deutlichen Kern an ihrer Basis, seltener in ihrer Mitte. Ihr Inhalt erscheint homogen, nicht gekörnelt und nimmt mit Thionin und Mucikarmin die typische Schleimfärbung an.

Von den bislang besprochenen Füßchendrüsen unterscheiden sich diese auf den ersten Blick durch ihre oberflächliche Lage und ihren einfacheren Bau; man erkennt hier aufs schönste, daß man lediglich Epithelzellen vor sich hat, die für einen besonderen Zweck modifiziert worden sind. Sie gehören ausschließlich der äußersten Zellschicht an und reichen niemals bis zum Bindegewebe, *bg*, hinab. Ihre Länge beträgt etwa 0,029 mm, bei einer Dicke von 0,003 mm. Der Kern ist ungefähr 0,003 mm groß.

Es ist bemerkenswert, daß ÖSTERGREN, 1905, S. 563, als einzige, wenn auch sehr schlecht kletternde Brachyophiure *Ophiura albida* erwähnt, eine unsrer *ciliata* sehr nahestehende Art. Er betont ausdrücklich, nur die Füßchen des inneren Drittels der Radien seien gut entwickelt, und es fehle ihnen nicht ganz die Fähigkeit der Anheftung an glatte Gegenstände. Ich bin nun der sicheren Überzeugung, daß eine Untersuchung von *Ophiura albida* ebenfalls das Vorhandensein von Drüsen wenigstens in einem proximalen Teil der Radien zeigen würde, wie es die Untersuchung von *Ophiura ciliata* bereits gezeigt hat. Es würde das ein fernerer Beweis dafür sein, daß die Füßchendrüsen mit der Locomotion in engem Zusammenhang stehen.

Ehe wir zu dem folgenden allgemeinen Teil übergehen, erübrigt noch kurz des eigentlichen Tentakels, d. h. des Endfühlers der Arme zu erwähnen. Ich hatte bei einer ganzen Anzahl von Arten Gelegenheit, ihn zu untersuchen. Niemals aber habe ich in ihm auch nur die geringste Andeutung von Secretbildung getroffen, während nicht selten schon die nächstgelegenen noch ganz jungen Füßchen nachweisliche Spuren von Schleim aufwiesen. Dieser negative Befund deutet ebenso wie die zahlreichen Nervenfasern und die an seiner Basis gelegenen Ganglienzellen darauf hin, daß wir in ihm ein ausschließliches Tast- und Sinnesorgan zu erblicken haben, wie nicht anders erwartet werden konnte.

## B. Allgemeine Betrachtungen.

In dem vorigen Abschnitt sind uns zwei große Gruppen entgetreten. Wir besprachen zunächst diejenigen Familien der Ophiuren, deren Füßchen sich reichlich mit secernierenden Zellen versehen zeigten;

sodann gingen wir zu der zweiten Gruppe über, deren Füßchen in der Regel jeglicher Drüsen entbehren und die mit Ausnahme von *Ophiomyxa* auch im übrigen keine nach außen mündenden Drüsen besitzen. — Sehen wir nun zu, wie sich diese Gruppen hinsichtlich ihrer Locomotion zueinander verhalten, um dadurch dem Zweck der Drüseneinrichtungen und der Füßchen überhaupt näher zu kommen.

PREYER 1886 verdanken wir eine Menge wertvoller Beobachtungen über die Bewegungen der Echinodermen. Gleich ROMANES und EWART 1882 stellte er für *Ophioglypha* und *Ophioderma* ein sprungweises Fortschreiten fest. Dasselbe kommt zustande, indem meist das Tier einen Arm in der Locomotionsrichtung vorstreckt, sich auf die übrigen Armspitzen aufstützt, die Scheibe und proximale Armteile von der Unterlage hebt und weiterschiebt. Für beide genannte Arten kam ROMANES, loc. cit., S. 841, zu dem Schluß, daß ihre Geschwindigkeit gegen 6 engl. Fuß, etwa 2 m, in der Minute betragen könne. Fast ebenso rasch bewegt sich *Ophiomyxa*. — Im Gegensatz zu *Ophioderma* und *Ophioglypha* nennt PREYER, loc. cit., S. 91, *Amphiura*, *Ophiactis*, *Ophiothrix*, *Ophiomyxa*, und sagt hierüber: »Diese Ophiuren scheinen wegen der im Verhältnis zum Durchmesser ihrer Scheibe viel größeren Radiuslänge überwiegend oder ausschließlich durch die Schlangenwindungen ihrer Radien und die dadurch herbeigeführte Reibung am Boden vorwärts zu kriechen.«

Nach PREYER haben wir also wiederum zwei durch die Art der Bewegung unterschiedene Gruppen. Vergleichen wir diese mit den von uns gebildeten, so finden wir, daß diese vier Gruppen sich zu je zweien vollkommen decken, wenn wir die abseits stehende *Ophiomyxa* unberücksichtigt lassen. — Es deckt sich die nach PREYER sprungweise, d. h. mit Erhebung der Scheibe sich bewegende Gruppe, mit derjenigen, welche der Drüsen an den Füßchen entbehrt; die vermittels Schlangenwindungen am Boden kriechenden Gruppe deckt sich mit der Drüsen besitzenden Gruppe.

Welchen Abteilungen im System entsprechen nun unsre Gruppen? Diejenigen Arten, welche sich, um mit PREYER zu reden, sprungweise fortbewegen, gehören, wie wir oben sahen, der ersten und zweiten Familie an, welche zusammen die Unterordnung der Brachyophiuren bilden. Diese sind bereits im äußeren Habitus dadurch charakterisiert, daß bei ihnen durchweg nur sehr geringe Stachelbildungen vorhanden sind. LÜTKEN nannte sie in seinen »Additamenta ad historiam Ophiuridarum«: »Ophiurae lacertosae, spinis brachialibus brevibus«, 1869, S. 87. — Sie leben vielfach auf Sand oder sonstigem ebenen Boden und benötigen

wenig oder gar nicht irgendwelcher besonderer Bewegungsapparate, da ihnen die Arme als solche vollauf genügen (vgl. ROMANES 1882, PREYER 1886). So sahen wir denn auch die Tentakel als echte Sinnesapparate ausgebildet: geringe Ausbildung der Muskeln, starke Innervierung, mächtige Verdickung des Epithels lassen darauf schließen. Drüsen sind nicht vorhanden — außer, wie wir eben sahen, bei *Ophiura ciliata*, hier jedoch besitzt nur ein Teil der Tentakel Drüsen — wohl aber vielfach ausgezeichnete Schutzeinrichtungen für die Tentakel. Gerade bei diesen Arten können dieselben ganz und gar ins Arminnere zurückgezogen werden, oder sie sind durch besondere Skeletstücke gedeckt. In weitaus den meisten Fällen spricht schon die verhältnismäßige Kleinheit der ganzen Tentakel gegen die Annahme, daß sie der Locomotion dienen könnten.

Dieses Ergebnis kann aber in keiner Weise auf die der Unterordnung Nectophiuræ angehörenden Arten ausgedehnt werden, wie es bisher vielfach geschah. Hier liegen die Bedingungen durchaus anders. Die Tiere sind vermöge des Verhältnisses der Radiuslänge zum Scheibendurchmesser (s. o. PREYER), nicht weniger aber meines Erachtens durch ihre meist ungemein großen, nur in geringem Maße beweglichen Stacheln außerstande, sich in gleicher Weise fortzubewegen wie die Brachyphiuren. LÜTKEN, op. cit., stellt sie als »Ophiuræ echinatae, spinis brachialibus horridae« den Ophiuræ lacertosae gegenüber.

Die Nectophiuren sind auf das Kriechen angewiesen und müssen dementsprechende Eigentümlichkeiten besitzen. Welcher Art sind nun hier die Tentakel, und wie werden sie von den Tieren benutzt? Alle früheren Forscher bis auf ÖSTERGREN verneinen mehr oder weniger schroff jede Teilnahme der Tentakel an der Locomotion. ÖSTERGREN zitiert 1904, S. 560, eine ganze Reihe hierauf bezüglicher Stellen; ich will hier nur drei der wichtigsten nennen: HAMANN sagt 1900 in BRONNS Klassen, S. 818: »Die Füßchen dienen bei den Schlangensterne nicht mehr der Locomotion, sie sind ausschließlich als Sinnesorgane zu betrachten, und zwar in erster Linie als Tastorgane.« In DELAGE et HÉROUARD heißt es 1903, S. 136, bezüglich der Locomotion: »Les palpes n'y prennent aucune part«, GREGORY endlich gibt 1900, S. 266 an: »There are no suckers, so the podia are useless in locomotion.« Auch PREYER spricht den Füßchen jede Bedeutung für die Locomotion ab und will die Vorwärtsbewegung durch die Schlangenumwindungen der Radien herbeigeführt wissen. Als ÖSTERGREN nun beobachtete, wie *Ophiocoma* mit großer Gewandtheit an vertikalen Glaswänden kletterte, als er dann später manche weitere Art klettern sah, erklärte er

sich diese Tatsache durch eine Fähigkeit der Füßchen sich festzusaugen.

Der ausgezeichnete Beobachter ROMANES sagte aber bereits 1882, S. 833 in bezug auf die Ophiuren: »All the feet are devoid of suckers and no attempt is ever made to form even a temporary imperfect sucker by slightly inverting a portion of the side of the foot.« — Ich selbst habe in Neapel niemals den Eindruck gehabt, daß die Tiere sich ansaugten; dafür sitzen sie schon viel zu lose ihrer Unterlage auf. — Fräulein STERZINGERS Arbeit wies nun kürzlich bereits darauf hin, daß der in den Füßchen von *Amphiura squamata* von ihr gefundene Schleim wohl mit der Kletterfähigkeit zusammenhinge. Sie sagt 1907, S. 379 genannte Art betreffend: »Ich bin vielmehr zu der Überzeugung gekommen, daß die Enden der Füßchen klebrig sein müssen und daß das feste Anpressen derselben an die Wand eine vorübergehende Anheftung erzielt. Das Klettern muß also mit Austritt von Schleim verbunden sein.« Diese Ansicht kann ich auf Grund meiner Untersuchungen nur bestätigen; jedoch handelt es sich nur um nicht leuchtenden, klebenden Schleim. Für das Vorhandensein von zweierlei Secret scheint mir kein genügender Beweis vorzuliegen (vgl. auch oben S. 320).

Es ermöglicht das in den Füßchen der Nectophiuren produzierte Secret den Tieren die Fortbewegung und leistet vornehmlich beim Klettern gute Dienste. Bei fast allen Formen fanden wir die Ausmündung der Drüsengänge etwas erweitert, bei einzelnen Arten — *Ophiocnida* z. B. — sogar ziemlich ausgebuchtet; durch diese Verdickungen am Drüsenausgang steht den Tieren jederzeit genügendes Secret zur sofortigen Verfügung. — Meine Ansicht geht dahin, daß wir in der Abscheidung der Drüsen ein ziemlich leicht in Seewasser lösliches Produkt annehmen können, das beim Andrücken der Füßchen hervorgepreßt wird, aber dank seiner Löslichkeit den Tieren eine verhältnismäßig rasche Bewegung gestattet, wie sie ÖSTERGREN an *Ophiocoma* sah. Wird das Festhaften auf der Unterlage durch Bildung von Saugscheiben vermittelt, wie bei *Asterias*, *Asterina* u. dgl., so gehen alle Bewegungen sehr viel langsamer vor sich, wovon weiter unten noch die Rede sein wird.

Eines läßt sich aus allem vorherigen meines Erachtens klar erkennen: daß nämlich bei einem großen Teil der Ophiuren die Füßchen wirkliche Werkzeuge der Bewegung sein müssen, daß sie echte Füßchen sind. Hier steht ihre Funktion als Sinnes- und Respirationsorgane erst an zweiter, untergeordneter Stelle. Finden wir doch gerade bei den Arten mit wohlausgebildeten, drüsigen Füßchen

so viel andre Einrichtungen, die zu Sinneswahrnehmungen geeignet scheinen. Sicher dienen hierzu auch die Stacheln — vgl. oben *Ophiomastix* — mit ihren oft komplizierten Formen mehr als man bisher annahm, und es dürfte sich wohl lohnen, diese auf ihre feinsten nervösen Elemente näher zu untersuchen. Daß die Stacheln unter Umständen bei der Bewegung als Stützen Verwendung finden können, ist darum nicht weniger wahrscheinlich.

Für einen andern Teil der Ophiuren bleibt jedoch bestehen, daß die Füßchen keine locomotorische Bedeutung besitzen, daß sie reine Sinnesorgane, Tentakel sind. Die hierhergehörenden Arten können der Stacheln wohl entbehren, die ihnen bei der Weise ihrer Fortbewegung auch nur hinderlich sein würden.

Welche dieser beiden Gruppen nun die ursprünglicheren Verhältnisse zeigt, besser gesagt, ob die eine Gruppe die Füßchen zu Tentakeln umgewandelt hat, indem sie die Drüsen verlor, das nervöse Element verstärkte und das muskulöse reduzierte; oder ob etwa die andre Gruppe die Tentakel zu Füßchen verwandelte, indem sie die Drüsen dazu erwarb und die Muskulatur verstärkte, das wage ich vorläufig nicht zu entscheiden. Der Beantwortung dieser Frage müssen weitere physiologische Experimente und genaue Erforschung der Lebensweise, besonders des bevorzugten Aufenthaltsortes der einzelnen Arten, vorangehen. Daß sich die Locomotionsbedingungen und dementsprechend die Bewegungseinrichtungen bei einer riffbewohnenden Art ganz anders stellen, wie bei einer Form, welche Schlamm- oder Sandboden vorzieht, ist ohne weiteres einleuchtend. Bei den letzteren Bodenarten dürfte der Besitz sehr starker Füßchendrüsen unter Umständen zum Nachteil des Tieres gereichen.

*Ophiura ciliata* könnte als überleitende Art zwischen unsern beiden Gruppen aufgefaßt werden, da bei ihr die Drüsen oberflächlicher liegen, einfacher gebaut sind und ihr Vorkommen auf bestimmte Stellen beschränkt ist. Wir sind zu dieser Annahme um so mehr berechtigt, da die derselben Gattung angehörige *Ophiura tumulosa*, wie wir sahen, jeglicher Drüsen entbehrt. — Bei letzterer, wie auch bei *Ophiomusium*, ist ferner zu bedenken, daß sie als ausgesprochene Tiefseeformen in ihrer stets gleichbleibend ruhigen Umgebung keiner Hilfsmittel bedürfen, um den Bewegungen des Wassers aktiven oder passiven Widerstand zu leisten. In den oberen Schichten aber sind die Tiere darauf angewiesen, sich anklammern oder ankleben zu können, um nicht gezwungen zu werden, jeder Wasserströmung nachzugeben. Hierbei dürfte allerdings den bei unsern Tieren vielfach vorkommenden Haken eine

noch größere Rolle zufallen wie den Füßchen. So erfahren wir z. B. durch GRÄFFE, 1881, daß sich *Ophiothrix alopecurus* mit Hilfe ihrer Haken an Steinen in unbedeutender Tiefe anklammert.

Nach meinen bisherigen Feststellungen neige ich sehr zu der Ansicht ÖSTERGRENS, daß, wie er S. 564, op. cit. sagt: »die locomotorische Funktion als primär zu betrachten sein dürfte«. — Es wäre dann die Entwicklung sensorischer und respiratorischer Funktionen nebenher und schließlich bei einer Reihe von Formen vorher geschritten. — Bei letzteren hätte dann die locomotorische Funktion in dem Grade abgenommen, wie jene beiden zunahmen.

Von Interesse ist die Tatsache, daß es FrL. STERZINGER gelang, in den spitzen Füßchen von *Astropecten aurantiacus* reichlichen Schleim festzustellen, op. cit. S. 377; HAMANN hatte bereits früher in den Füßchen von *Solaster* und *Asteracanthion* Drüsen gefunden. Sollte es sich ergeben, daß dieses den Asteriden zukommende Secret in seinem Verhalten und seiner Funktion Übereinstimmendes zeigt mit dem oben beschriebenen Füßschleim der Ophiuriden, und das erscheint mir sicher, so wäre darin ein weiterer Beitrag gefunden für die Vereinigung vor beiden Gruppen als Unterklassen der gemeinsamen Klasse Stelleroidea. — Jedenfalls hat sich bisher ÖSTERGRENS Satz, op. cit. S. 565: »Der von LANG behauptete prinzipielle Unterschied in der Funktion der Füßchen zwischen Schlangensterne und eigentlichen Seesternen existiert nicht« ganz und voll bestätigt.

Die Rolle des von den Füßchen ausgeschiedenen Secretes kann nach der Menge, in welcher es produziert wird und gemäß seiner allgemeinen Verbreitung, keine untergeordnete sein. Wir müssen bei Experimenten auch in Betracht ziehen, daß das Klettern unsrer Arten an Glasscheiben, an denen es natürlich am sichersten zu beobachten ist, keineswegs der Natur entspricht, daß vielmehr die im Freileben sich darbietenden Kletterflächen durchweg rauherer Natur und mit Halt gewährenden Unebenheiten durchsetzt sind.

Bekanntlich ist die Adhäsion zwischen festen und flüssigen Körpern erheblich größer, wie zwischen festen allein. Durch Absonderung des Secretes werden unsre Tiere instand gesetzt, zwischen das feste Füßchen und die feste Unterlage ein flüssiges, klebriges Medium zu bringen und infolgedessen zu haften. Dieses Haften kann selbstredend niemals den Grad der Festigkeit erlangen, der vielen Seesternen und Seeigeln durch ihre Saugscheiben am distalen Füßchenende gegeben ist, und der stellenweise so stark ist, daß ein gewaltsam losgerissenes Tier einen Teil der Füßchen auf der Unterlage zurückläßt, wie ich selbst häufig bei

*Asterias* usw. sah. Andererseits aber ist für die Schnelligkeit der Bewegung ein Festsaugen sehr unvorteilhaft.

Überaus deutlich beweisen dies die mit Saugscheiben versehenen Seesterne, *Uraster rubens*, *Solaster*, *Asterina* u. a. m. im Vergleich zu *Astropecten aurantiacus*, der mit spitzen, und nach STERZINGER, op. cit. S. 376, reichlich Schleim produzierenden Füßchen ausgerüstet ist. Bereits ROMANES, 1882, S. 840, sagt in bezug auf diese Art: »While an ordinary starfish only crawls at the rate of two or three inches per minute, *Astropecten* can crawl, or perhaps more correctly run, at the rate of between one and two feet per minute.« — Ebenso überzeugte ich mich selbst in Neapel davon, daß die mit spitzen Füßchen versehene *Luidia ciliaris* ein sehr viel rascherer Läufer ist, wie die mit Saugscheiben versehenen Arten.

Fanden sich nun unter den Ophiuren gewandtere und schnellere Kletterer und Läufer, als in irgend einer andern Echinodermenklasse (vgl. ÖSTERGREN, S. 563), so ist es an sich höchst unwahrscheinlich, daß diese auf ein Ansaugen angewiesen wären. Eine solche Art der Befestigung auf der Unterlage würde außerdem eine ganz andere Verteilung der Muskulatur der Füßchen sowie einen andern Bau des Wassergefäßsystems der Ophiuren bedingen. Endlich würden die überaus langen Papillen vieler Arten, welche beim Ankleben durch die Verteilung ihrer Drüsen Vorteil gewähren, welche auch jeder Unebenheit und Rauheit des Bodens mit Leichtigkeit sich anpassen, sich für ein Ansaugen eher als störend und hinderlich erweisen.

Wir haben hier bei Beantwortung der Frage nach der Funktion der Tentakel wohl ersehen, daß, wie so oft, eine allgemein gültige Regel nicht aufgestellt, daß ein generelles Urteil nicht ausgesprochen werden kann. Ausnahmen sind stets vorhanden, Formen, welche sich einem Schema nicht anpassen, wie wir an *Ophiura ciliata* sehen konnten, welche trotz ihrer, im allgemeinen sprungweisen Fortbewegung, an einem Teil der Füßchen mit Drüsen reichlich versehen und damit, wenn auch nur unvollkommen zum Klettern befähigt ist. — Jedenfalls hat sich mir im Verlauf meiner Untersuchungen die Überzeugung aufgedrängt, daß es kaum eine kletternde Ophiurenart geben dürfte, deren Füßchen nicht mit Schleim- oder Drüsenzellen ausgerüstet wären.

Zu einer Gewißheit über die Funktion von Organen können wir immer erst gelangen, wenn wir die Erfordernisse der Lebensweise und des Aufenthaltsortes der einzelnen Arten dem äußeren und inneren Bau der Organe vergleichend gegenüberstellen.

In einer soeben erschienenen Arbeit<sup>1</sup> spricht sich auch MANGOLD gegen die Ansicht von STERZINGER aus, daß bei *Amphiura squamata* ein Leuchten der Füßchen stattfindet, und daß diese Art zweierlei Schleim, leuchtenden und nichtleuchtenden, klebenden produziere, S. 169 ff.

Hierin stimme ich vollkommen mit ihm überein, wie aus dem Vorhergesagten ersichtlich ist. Die Bedeutung des Füßchensecretes für die Locomotion jedoch scheint mir MANGOLD zu sehr zu unterschätzen. Er gibt zwar zu, daß der Schleim als Bindemittel in Betracht komme, glaubt aber, daß der wesentlichste Faktor beim Klettern in einer lokalen Bildung von Saugflächen bestehe. »Das Auftreten der lokalen Saugscheiben könnte man sich ohne Schwierigkeit so denken, daß auf einen Berührungsreiz eine umschriebene Einziehung erfolgt, die sich beim Loslassen durch reflektorische Hemmung wieder ausgleicht« (loc. cit. S. 176).

Für die verhältnismäßig glatten Füßchen einiger nicht mit förmlichen Saugscheiben ausgestatteter Seesterne würde einer solchen lokalen Bildung kein Hindernis entgegenstehen, wie ja auch in der Tat ROMANES 1881 ein Füßchen von *Astropecten* mit seitlicher Saugscheibe zeichnet. Abgesehen aber davon, daß es weder diesem scharf beobachtenden Forscher noch einem der zahlreichen folgenden Beobachter jemals gelang, bei einem Ophiurenfüßchen eine derartige Saugfläche intra vitam zu sehen, widerspricht meines Erachtens schon der ganze Bau des Ophiurenfüßchens (Mangel der Ampullen, schwächere Muskulatur usw.) der Annahme lokaler Saugscheibenbildung. Gerade die kletternden Arten sind, wie wir sahen, meist im Besitz außerordentlich gut entwickelter, weit vorspringender Papillen, und schon diese allein dürften ein Ansaugen, das Bilden eines auch noch so kleinen luftleeren oder -verdünnten Raumes unmöglich machen. Daß *Ophiothrix fragilis* wie MANGOLD anführt, nur unvollkommen zu klettern vermag, könnte dadurch eine Erklärung finden, daß gerade der oberste Teil der Papillen, wie oben gezeigt, keine Schleimzellen bzw. Klebezellen besitzt.

### Zusammenfassung der Resultate.

1) Die leuchtenden Stellen der beiden Ophiuren *Ophiopsila annulosa* und *Amphiura filiformis* sind durch besondere drüsenartige Zellen und Zellkomplexe ausgezeichnet, die ich als die Träger der Luminescenz anspreche. Ihr Bau ist vornehmlich in den Lateralstacheln der genannten Arten gut erkennbar.

<sup>1</sup> EENST MANGOLD, Über Leuchten und Klettern von Schlangensterne. Biol. Centralblatt. XXVIII. Nr. 5. 1908.

2) Diese Leuchtzellen besitzen einen großen Zellkörper mit körnigem und schleimigem Inhalt und deutlichem Kern. Sie senden lange Ausläufer ins Epithel; bei *Ophiopsila* waren feine Kanälechen nachweisbar, welche die Cuticula durchbohren. Die Leuchtzellen sind meist in der Tiefe des Bindegewebes gelagert.

3) Bei *Amphiura filiformis* kommen stets nur in Nähe der Drüsenmündungen feine cuticuläre Stäbchenbildungen vor, in welche Nervenfaserehen hineinziehen.

4) Bei *Amphiura squamata* liegen ähnliche drüsenartige Zellen, welche höchst eigenartige Kernformen besitzen, einzeln in der Kalkgrundsubstanz der Skeletplatten nahe der Füßchenbasis. — Mit voller Sicherheit lassen sich diese Zellen nicht mit dem Leuchten in Verbindung bringen, da sie hin und wieder auch an nicht leuchtenden Stellen zur Beobachtung kamen.

5) Ein Leuchten der Füßchen von *Amphiura squamata* wurde niemals wahrgenommen; zwei verschiedene Arten von Secret ließen sich in den Füßchen nicht nachweisen.

6) Alle Beobachtungen an lebenden Exemplaren, wie an Schnitten zeigen, daß die Luminescenz intracellulär, bzw. intraglandulär vor sich geht; nach außen entleert werden wahrscheinlich nur Reste verbrauchten Secretes.

7) Die Füßchen vieler Ophiurenarten, besonders der Nectophiuren, bilden in den Papillen, bzw. im Epithel Drüsenzellen aus, die durch lange, sich am Ende etwas verdickende Gänge nach außen münden. Mitunter finden sich Drüsen im Epithel der Ventralseite der Scheibe. — Die Endfühler der Arme sind von Secretzellen und Schleim stets frei.

8) Das produzierte Secret dient zum Anheften der Füßchen an die Kriechfläche, ermöglicht und erleichtert die Fortbewegung und vor allem das Klettern der Tiere.

9) An den Papillen der Füßchen von *Ophiothrix* sind keine Sinneshaare oder Sinnesborsten vorhanden. An Stelle der früher beschriebenen Sinneszellen liegen helle, schlauchförmige Gebilde mit ziemlich grobkörnigem Inhalt, der sich in Säurefuchsin scharf rot färbt.

10) *Ophiomyxa* besitzt in der gesamten Körperhaut, auf den Armen und der Scheibe zahlreiche Schutzdrüsen.

11) In den Füßchen der sprungweise sich fortbewegenden Arten sind nur ausnahmsweise oberflächlich gelegene Schleimzellen in geringerer Verbreitung anzutreffen (*Ophiura ciliata*); viele Arten entbehren derselben gänzlich.

12) Bei einer großen Zahl von Ophiuren sind echte Füßchen vorhanden, d. h. Organe, die an erster Stelle der Locomotion dienen; bei andern Arten sind Tentakel ausgebildet, die an erster Stelle als Sinnesorgane Verwendung finden.

Bonn, im April 1908.

### Literaturverzeichnis.

- PH. BARTHELS. 1906. Die großen Hautdrüsen der Echinasterarten. Zool. Anz. Bd. XXIX. S. 639—640.
- AUG. BRAUER. 1904. Über die Leuchtorgane der Knochenfische. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. S. 16—34.
- L. CUÉNOT. 1887. Contribution à l'étude anatomique des Astérides. Arch. Zool. Exp. 2 me sér. T. 5 bis, 2me mém.
- 1888. Etudes anatomiques et morphologiques sur les Ophiures. Arch. Zool. Exp. Sér. 2. T. 6.
- 1891. Etudes morphologiques sur les Echinodermes. Arch. Biolog. T. XI.
- 1891. b. Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques; 2me partie: Invertébrés. Arch. Zool. expérim. T. IX.
- Y. DELAGE et HÉROUARD. 1903. Traité de Zoologie concrète. T. III. Les Echinodermes. — Paris.
- DITTRICH. 1888. Über das Leuchten der Tiere. Wissensch. Beilage zum Programm des Realgymnasiums am Zwinger. — Breslau.
- F. DOFLEIN. 1906. Ostasienfahrt. Teubner, Leipzig.
- GIESBRECHT. 1895. 8. Mitteil. Über das Leuchten der pelagischen Copepoden und das tierische Leuchten im allgemeinen. Mitt. zool. Stat. z. Neapel. Bd. XI.
- ED. GRÄFFE. 1881. Übersicht der Seetierfauna des Golfes von Triest. 1. Echinodermen. Wien.
- J. W. GREGORY. 1900. The Stelleroidea aus: A Treatise on Zoology by RAY LANCASTER. P. III. London.
- GRUBE. 1864. Die Insel Lussin und ihre Meeresfauna. Breslau.
- O. HAMANN. 1885. Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 2. Die Asteriden. Jena.
- 1889. Anatomie und Histologie der Ophiuren und Crinoiden. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. XXIII. Zugleich Heft 4 der Beiträge. Jena.
- 1901. Ophiuroiden aus BRONNS Klassen und Ordnungen. Liefg. 29—40.
- HELLER. 1868. Zoophyten und Echinodermen des Adriatischen Meeres. Wien.
- E. KORSCHULT. 1891. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zoolog. Jahrb. Vd. IV. Jena.
- ARN. LANG. 1894. Lehrbuch der vergl. Anatomie. IV. Teil. Jena.
- LO BIANCO. 1899. Notizie biologiche. Mitt. zool. Stat. zu Neapel. Bd. XIII.
- H. LUDWIG. 1878. Beiträge zur Anatomie der Ophiuren. Diese Zeitschr. Bd. XXXI.

- H. LUDWIG. 1880. Neue Beiträge zur Anatomie der Ophiuren. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV.
- u. HAMANN. 1899. Seesterne aus BRONNS Klassen und Ordnungen. II. 3.
- LYMANN. 1882. »Ophiuroidea« in Rep. of the scientif. Results H. M. S. Challenger. V. London.
- E. MANGOLD. 1907. a. Leuchtende Schlangensterne u. die Flimmerbewegung bei Ophiopsila. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. CXVIII.
- 1907. b. Über das Leuchten der Tiefseefische. Dass. Bd. CXIX.
- TH. MORTENSEN. 1893. Über Ophiopus arcticus. Diese Zeitschr. Bd. LVI.
- HJ. ÖSTERGREN. 1904. Über die Funktion der Füßchen bei den Schlangens-  
sternen. Biolog. Centralbl. XXIV. S. 559.
- PANCERI. 1878. Atti R. Accad. di Scienze Fis. e Mathem. di Napoli. Nr. 1.
- W. PREYER. Über die Bewegungen der Seesterne. Mitt. d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. VII. 2 Teile. 1886 87.
- A. PÜTTER. 1905. Leuchtende Organismen. Sammelreferat aus VERWORNS Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. V.
- A. DE QUATREFAGES. 1843. Note sur un mode nouveau de phosphorescence etc. Ann. Scien. nat. Zool. Sér. 2. T. XIX.
- 1850. Mémoire sur la phosphorescence de quelques invertébrés marins. Dass. Sér. 3. T. XIV.
- A. REICHENSPERGER. 1908. a. Zur Kenntnis der Gattung Ophiopsila. Diese Zeitschr. Bd. LXXXIX. Heft 1.
- 1908. b. Über Leuchten von Schlangens-  
sternen. (Vorl. Mitt.) Biolog. Centralblatt. XXVIII. Nr. 5.
- ROMANES u. EWART. 1882. Observations on the Locomotor System of Echinodermata. Transact. Roy. Soc. London. p. 829.
- ACH. RUSSO. 1895. Studii anatomici sulla famiglia Ophiotrichidae. Rich. Lab. Anat. Roma. Vol. IV.
- K. C. SCHNEIDER. 1902. Vergleichende Histologie. Jena.
- H. SIMROTH 1876. Anatomie und Schizogonie der Ophiactis virens. Diese Zeitschr. Bd. XXVII.
- J. STERZINGER. 1907. Über das Leuchtvermögen von Amphiuura squamata Sars. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVIII.
- WYVILLE THOMSON. 1868—70. The depths of the Sea; an account of the general results of dredging etc. London.
- VIVIANI. 1805. Phosphorescentia maris. Genova.

### Erklärung der Abbildungen.

Die Zeichnungen sind, falls nichts andres bemerkt, nach dem großen ABBÉ-  
schen Zeichenapparat entworfen; Zeichenfläche = Objektisch-Höhe.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

|                       |                      |
|-----------------------|----------------------|
| A, Stachelachse;      | bk, bleibender Kern; |
| ag, Ausführgang;      | c, Cuticula;         |
| ak, Ausführkanälchen; | dr, Drüse;           |

|   |                                    |
|---|------------------------------------|
| <i>dre</i> , Drüse der Epithelfalte;          | <i>l</i> , Lippe;                  |
| <i>drh</i> , Drüsenhalbring;                  | <i>lm</i> , Längsmuskulatur;       |
| <i>ef</i> , Epithelfalte;                     | <i>n</i> , Nervenfaser;            |
| <i>ep</i> , Epithel;                          | <i>ö</i> , Öffnung;                |
| <i>epk</i> , Epithelkern;                     | <i>pg</i> , Pigment;               |
| <i>f</i> , » <i>corpuscules fusiformes</i> «; | <i>st</i> , Stäbchen der Cuticula; |
| <i>gk</i> , Ganglienzellkern;                 | <i>sz</i> , Secretzelle;           |
| <i>gp</i> , Ganglion pedale;                  | <i>vd</i> , Verdickung;            |
| <i>k</i> , Drüsenkern;                        | <i>vk</i> , verschwindender Kern.  |
| <i>kkg</i> , Kalkgrundsubstanz-Kerne;         |                                    |

Tafel XI.

Fig. 1. Längsschnitt durch einen Lateralstachel von *Ophiopsila annulosa*. Leuchtzellen mit Ausführgängen auf der bindegewebigen Achse *A*. Thionin-Eosin-Färbung. ZEISS, Obj. C, Oc. 2.

Fig. 2. Leuchtzellen von *Ophiopsila*, Mucikarmin-Färbung. ZEISS, Obj. F, Oc. 4.

Fig. 3. Teil eines Längsschnittes durch einen Lateralstachel von *Amphiura filiformis*. Lagerung der Ausführgänge der Leuchtzellen und Verteilung der Cuticularstäbchen. Vgl. Fig. 10, Taf. XII. Thionin-Eosin-Färbung. ZEISS, Obj. D, Oc. 4.

Fig. 4. Papille eines Füßchens von *Ophiocnida brachiata* mit Secretzelle im verdickten Epithel. ZEISS, Homog. Imm. Apochrom. 2,0 mm, Komp.-Oc. 8. Thionin-Färbung.

Fig. 5. Längsschnitt durch ein eingezogenes Füßchen von *Amphiura squamata* mit Secretzellen *dr*. Thionin-Färbung. ZEISS, Obj. E, Oc. 2.

Fig. 6. Längsschnitt durch eine Füßchenpapille von *Ophiothrix fragilis*; zeigt peripher Secretzellen *dr*, in der Mitte Schläuche mit »*corpuscules fusiformes*«. Thionin-Säurefuchsin. ZEISS, Obj. F, Oc. 2.

Fig. 7. Querschnitt ebendaher. Dieselbe Vergr.

Fig. 8. Teil eines Längsschnittes durch eine Papille von *Ophiothrix fragilis*. Thionin-Säurefuchsin-Färbung. ZEISS, Homog. Imm. Apochrom 2,0 mm, Komp.-Oc. 8.

Tafel XII.

Fig. 9. Teil aus einem Längsschnitt durch einen Lateralstachel von *Ophiopsila* mit Ausführgängen von Leuchtzellen, Kanälchen *ak*, und Nervenfasern *n*. ZEISS, Obj. E, Oc. 4.

Fig. 10. Aus einem Längsschnitt durch einen Lateralstachel von *Amphiura filiformis* zur Darstellung der Cuticularstäbchen. ZEISS, homog. Imm. Apochrom. 2,0 mm, Komp.-Oc. 8.

Fig. 11. Stachelbasis von *Amphiura filiformis* mit Leuchtzellen. ZEISS, Obj. C, Oc. 2.

Fig. 12. Secretzellen an der Stachelbasis von *Amphiura squamata*, inv. Armlänge etwa 2 mm. *lm* = Längsmuskulatur des Füßchens. ZEISS, Obj. E, Oc. 2.

Fig. 13—16. Secretzellen im Kalkgrundgewebe von Skeletplatten von *Amphiura squamata*, adult. ZEISS, Obj. E, Oc. 4.

Fig. 17. Kernzerfallstadium bei Secretzellbildung von *Amphiura squamata*. ZEISS, Obj. E, Oc. 4.

Fig. 18, a—e. Kernformen während Bildung von Secretzellen; *Amphiura squamata*, adult. ZEISS, Obj. E, Oc. 4.

Fig. 19. Längsschnitt durch den basalen Teil eines ausgestreckten Füßchens von *Amphiura filiformis* mit Verteilung der Drüsenzellen der Papillen; V, der Ventralfläche des Armes zugekehrte Seite. ZEISS, Obj. C, Oc. 2.

Fig. 20. Desgleichen durch ein eingezogenes Füßchens. Dies. Vergr.

Fig. 21. Füßchenlängsschnitt von *Ophiocnida brachiata* mit Drüsenverteilung und Drüsenhalbring *drh.* ZEISS, Obj. C, Oc. 2.

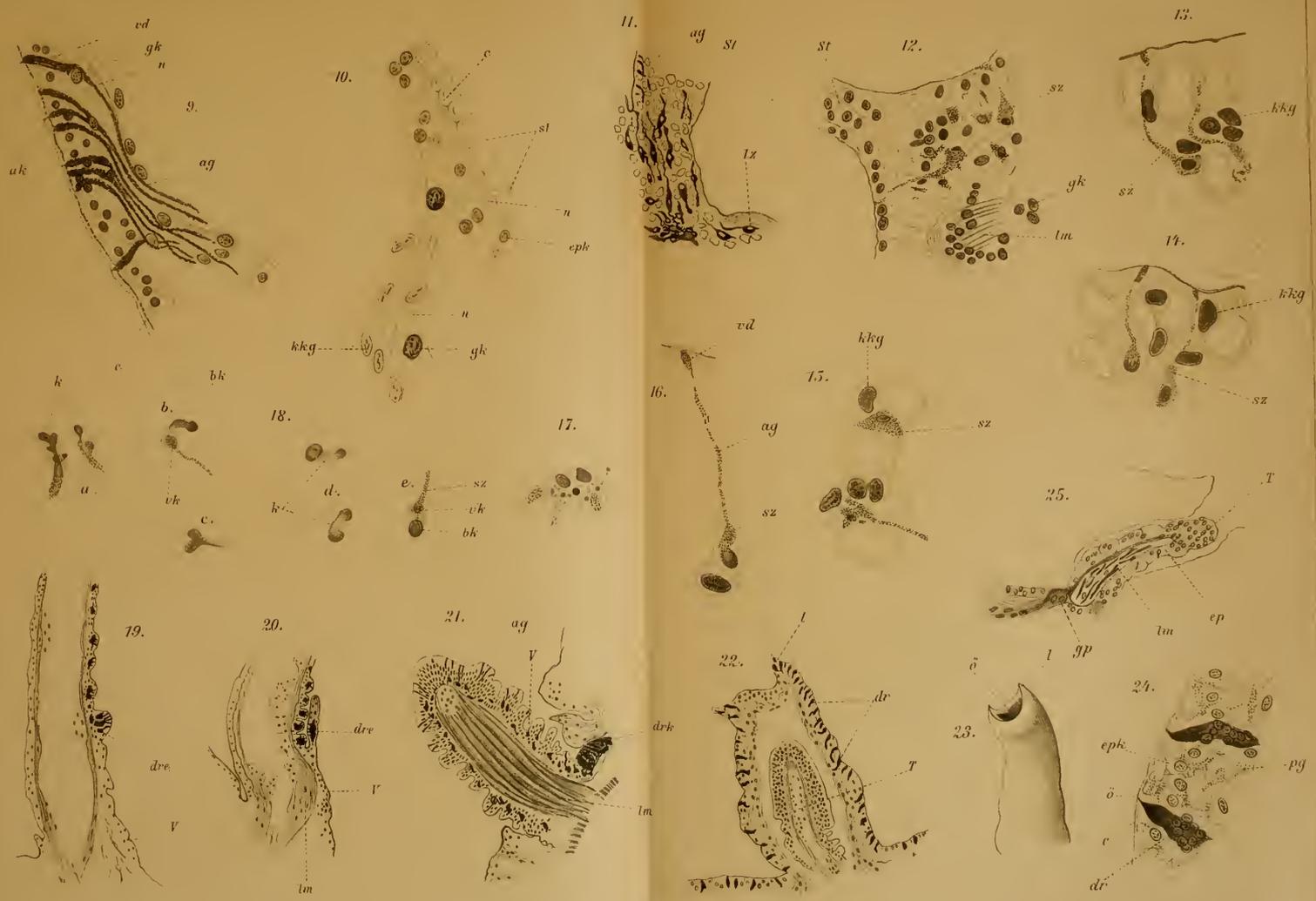
Fig. 22. Längsschnitt durch die rüsselförmige Tentakelscheide mit darin liegendem Tentakel von *Ophiomyxa pentagona*; das Epithel mit zahlreichen Secretzellen, *dr.* ZEISS, Obj. A, Oc. 2.

Fig. 23. Tentakelscheide desselben Tieres. Lupenvergrößerung.

Fig. 24. Körperhaut von *Ophiomyxa* mit zwei Secretzellen, *dr.* ZEISS, Obj. D, Oc. 4.

Fig. 25. Schwachentwickelter Tentakel von *Ophiomusium*. ZEISS, Obj. C, Oc. 2.





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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [91](#)

Autor(en)/Author(s): Reichensperger August

Artikel/Article: [Die Drüsengebilde der Ophiuren 304-350](#)