

- Moroff, T. Über vegetative und reproduktive Erscheinungen bei *Thalassicolla*. Festschr. z. 60. Geburtstag R. Hertwig's. Jena, I, 1910.
- Neresheimer, E. Die Fortpflanzung bei Opalinen. Arch. f. Prot., Suppl. I, 1907.
- Popoff, M. Über die Entwicklungsregeln von *Amoeba minuta*. Ibidem, 22, 1911.
- Schaudinn, Untersuchungen an Foraminiferen. I. *Calceituba polymorpha* (Zeitschr. f. wiss. Zool., 59). F. Schaudinn's Arbeiten. Hamburg und Leipzig 1911.
- Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden (Arb. a. d. k. Ges.-Amt, 19). Ibidem.
- Schouteden, H. La formation des spores chez les *Thalassicolla*. Ann. Soc. Zool. Mal. Belg., 42, 1907.
- Siedlecki, M. Etude cytologique et cycle évolutif de *Adelea ovata*. Ann. de l'Inst. Pasteur., 13, 1899.
- Swarzewsky, B. Über die Fortpflanzungserscheinungen bei *Arcella vulgaris* Ehrbg. Arch. f. Prot., 12, 1908.
- Zur Kenntnis der *Allogromia ovoidea*. Ibidem, 14, 1909.
- Die Chromidien der Protozoen und ihre Beziehung zur Chromatidindividualismushypothese. Mém. de la Soc. des Nat. de Kieff, 22, 1912.
- Wenyon, C. Observations on the Protozoa in the intestine of Mice Arch. f. Prot., Suppl. I, 1907.
- Winter, F. Zur Kenntnis der Thalamophoren. Ibidem, 10, 1907.
- Zuelzer, M. Bau und Entwicklung von *Wagnerella borealis* Mereschk. Ibidem, 17, 1908.

## Über die Funktion der Statozysten im Sande grabender Meerestiere (Arenicola und Synapta).

Von Dr. W. v. Buddenbrock,

Assistent am zoologischen Institut Heidelberg.

Mit 6 Figuren im Text.

Unsere Kenntnis der Funktion der sogen. Statozysten der Wirbellosen ist in den beiden letzten Jahrzehnten nicht unbedeutend gewachsen. Die Untersuchungen zahlreicher Forscher haben in übereinstimmender Weise gezeigt, dass die Statozysten, soweit bisher bekannt, auf Schwerkraftsreize reagierende Organe sind und dass sie zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichts dienen. Gewonnen wurden diese Resultate hauptsächlich an Krebsen, zum Teil auch an Mollusken. Dagegen existierte bisher keine einzige Arbeit, die sich mit der Funktion der Statozysten der Anneliden beschäftigt hätte. Beobachtungen fehlen; von Experimenten existiert nur ein misslungenes: Fauvel<sup>1)</sup> extirpierte nämlich die beiden Statozysten von *Branchiomma*. Ein Erfolg blieb aber seinen Bemühungen leider versagt, denn Fauvel schreibt selbst, dass sich der Wurm nach der Operation genau so benommen hätte wie vorher. So herrschten bisher völlig nur die verschiedenen Hypothesen, welche gelegentlich der Erforschung der anatomischen Verhältnisse der Anneliden-Statozysten geäußert wurden. Eine Zusammenstellung derselben

1) Fauvel, Pierre. Recherches sur les otocystes des Annelides Polychètes. Ann. sc. nat. Zool. IX. Ser., Tome VI, 1907.

findet sich bei Fauvel<sup>1)</sup> in seiner Arbeit: „Recherches sur les Otocystes des Annélides Polychètes“, auf welche ich für Einzelheiten verweisen möchte. Ich will mich mit der Anführung seines Schlusswortes begnügen, das am besten die Unsicherheit und Unklarheit zeigen dürfte, welche auf diesem Gebiet existiert: „En résumé, raisonnant par analogie, nous dirons, que les otocystes des Annélides sont probablement des organes percevant des vibrations et peut-être en outre, des organes d'orientation, mais la démonstration expérimentale de ces propriétés nous fait encore défaut pour le moment.“

Im ganzen muss man also sagen, dass unsere Kenntnisse auf diesem Gebiet äußerst gering sind. Sie ein wenig zu erweitern, war der Zweck der vorliegenden, im März dieses Jahres an der zoologischen Station zu Neapel ausgeführten Studie.

Über die Verbreitung, welche die Statozysten in der Abteilung der Polychäten besitzen, sind wir, vornehmlich durch die oben genannte zusammenfassende Darstellung Fauvel's, recht gut orientiert. Es sind nach ihm Statozysten sicher nachgewiesen bei den Ariciiden, den Arenicoliden, den Terebelliden und den Sabeliden. Alle diese Familien gehören zur Gruppe der Sedentarien, sind somit entweder in Röhren oder im Sande lebende Formen. Die Errantier dagegen scheinen, obgleich teilweise recht geschickte Schwimmer, samt und sonders der Statozysten zu entbehren. Die Ariciiden besitzen mehrere Paare Statozysten, die sich über eine Anzahl der vorderen Segmente verteilen; bei sämtlichen übrigen Polychäten findet sich stets nur ein Paar, in der Nähe des Kopfes.

Für mich wäre es nun das Nächstliegende gewesen, die Versuche an *Branchiomma* weiterzuführen, der sich erwiesenermaßen operieren lässt; es war mir dies aber leider nicht möglich, da dieser Wurm in Neapel recht selten ist. Ich wählte daher zur Untersuchung die Gattung *Arenicola*, von welcher die Arten *A. grubei* und *A. claparedi* ziemlich häufig im Golfe vorkommen. Erstere lebt im Sand und besitzt wohlausgebildete Statozysten, die andere ist ein Schlammbewohner und hat absolut keine derartigen Organe. Die Möglichkeit, diese beiden in dem für uns wichtigsten Punkte so verschiedenen Formen vergleichend zu beobachten, schien mir besonders verlockend. Denn so bot sich die Aussicht, event. auch dann zu einem Resultat zu kommen, falls sich aus irgendeinem Grunde die Exstirpation der Statozysten von *A. grubei* als unmöglich herausstellen sollte.

Bevor ich die Schilderung meiner Beobachtung beginne, möchte ich noch bemerken, dass es mir keineswegs gelang, die Aufgabe, die ich mir gestellt habe, vollständig zu lösen. Ich vermag nur das Fragment einer Lösung zu bieten. Wenn ich es wage, das bisher Erforschte trotz seiner Unvollständigkeit schon jetzt zu ver-

öffentlichen, so geschieht dies in der Hoffnung, dass ich gelegentlich weiterer Studien über die Statozysten der Polychäten das Fehlende bald nachtragen kann.

Anatomische Einzelheiten vorzubringen beabsichtige ich in dieser Mitteilung nicht. Wo sie zum Verständnis der sonstigen Schilderung notwendig erscheinen, werden sie an Ort und Stelle nachgetragen werden. Wichtiger ist für uns, Einiges über die Lebensweise der Arenicolen zu erfahren. Hierüber ist nun leider erst sehr wenig bekannt, was erklärlich ist wegen der verborgenen unterirdischen Lebensweise der Tiere. Es gäbe eigentlich nur einen einzigen Weg, dieselbe zu studieren, nämlich das Freilegen ihrer Wohnröhren, aus deren Form sich mancherlei erschließen ließe, an einem geeigneten Sandufer bei Ebbe. Er scheint aber bisher kaum beschritten zu sein, wenigstens finden sich in der Literatur keine nennenswerten Angaben darüber. Unsere Kenntnis der Lebens-

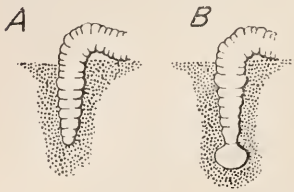


Fig. 1. Bohrungen einer *Arenicola*. A Einbohren des Kopfes in den Sand bei zurückgezogenem Rüssel. B Vorstülpung desselben.

geschichte der Arenicolen beschränkt sich daher auf folgende Punkte: Die Tiere leben dauernd unter Sand und kommen wohl nur an die Oberfläche, um, ähnlich den Regenwürmern, ihre Exkremente abzulegen. Sie bohren sich in einer Weise durch die Erde, die zwei abwechselnd erfolgende Bewegungsarten erkennen lässt. Die erste (Fig. 1 A) besteht darin, dass bei zurückgezogenem Rüssel der alsdann spitz zulaufende Kopf als Keil in den Sand getrieben wird. Bei der zweiten Bewegungsweise (Fig. 1 B) wird durch

Kontraktion der Ringmuskulatur die Leibeshöhlenflüssigkeit nach vorn gedrängt und dadurch der stempelartige Rüssel vorgestülpt. Er drängt den Sand zur Seite, lockert ihn und schafft so Platz für den nachfolgenden Körper. Während das Tier bohrt, scheidet die gesamte Epidermis allseitig ein schleimiges Sekret ab, welches die umgebenden Sandteilchen fast augenblicklich miteinander verklebt. So bildet sich sehr schnell eine fest ausgekleidete, ziemlich beständige Röhre, in welche sich das Tier sehr schnell zurückzieht, wenn es gestört wird. Schließlich ist es leicht zu beobachten, wie das Tier sich wieder von neuem eingrät, wenn man es aus dem Sand nimmt. Man macht diesen Versuch ganz unwillkürlich, denn die *Arenicola* muss normalerweise im Aquarium unter Sand gehalten werden; ich musste sie also jedesmal ausgraben, wenn ich sie untersuchen wollte, und nachher wieder in ihr Bassin zurücklegen, wo sie sich sofort eingrub. Zufälligerweise gibt nun gerade dieser einfache Versuch auch Aufschluss über die Funktion der Statozysten.

Betrachten wir zunächst *A. grubei*. Wir legen also ein solches Tier, nachdem es ausgegraben und von der ihm anhaftenden Sandhülle befreit wurde, auf den mit Sand bedeckten Boden eines kleinen Versuchsaquariums. Es zeigt sich, dass der Wurm, gleichgültig ob er auf dem Bauch, Rücken oder auf der Seite liegt, sein Vorderende stets vertikal nach unten krümmt, so dass er in jeder Lage fast augenblicklich mit dem Kopf den Boden berührt und nunmehr die geschilderten Bohrbewegungen aufnehmen kann.

Ganz anders benimmt sich *A. claparedei*, die, wie bereits erwähnt, keine Statozysten besitzt. Auf den Bauch gelegt freilich zeigt sie kein Verhalten, das von dem abweicht, was wir soeben bei *A. grubei* sahen: Das Vorderende biegt sich vertikal nach unten und der Wurm beginnt sich einzubohren (Fig. 2 a). Dreht man ihn aber um, so dass er auf den Rücken zu liegen kommt, so tritt etwas höchst Unerwartetes ein: Zunächst entfernt er sein Vorderende vom Sande, indem er es genau wie vorhin bei der Bauchlage ventralwärts krümmt (Fig. 2 b). Auf diese Krümmung, die für den vorliegenden Zweck, den Boden zu erreichen, aufs erste wenig geeignet erscheint, erfolgt eine Reihe weiterer, sehr komplizierter Bewegungen, die ich versucht habe, durch die Figuren 2 c—k klarzustellen. Betrachtet man den Vorgang von oben, wie es ja in natura tatsächlich meist der Fall ist, so sieht man in Fig. c, die den Augenblick festhält, der direkt auf die Lage b folgt, eine leichte Linkskrümmung (oder auch Rechtskrümmung) des Vorderendes eintreten. Hierzu tritt in dem darauffolgenden Stadium (d) eine Torsionsbewegung, die so lange anhält, bis in e der Kopf mit der Rückseite nach oben nach vorn

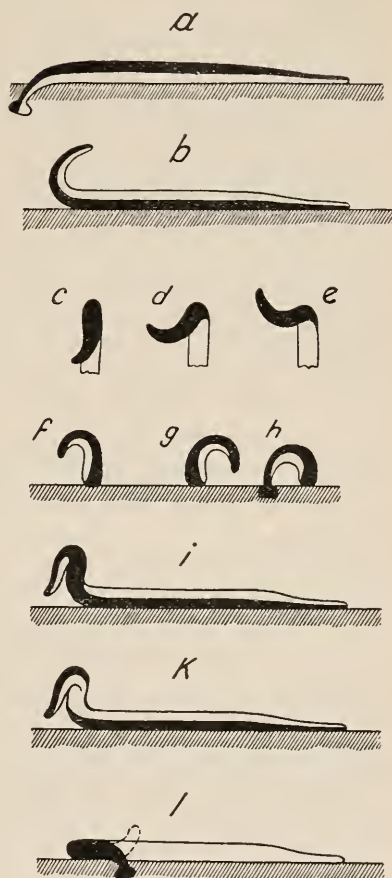


Fig. 2. Bewegungen einer ausgegrabenen und auf den Sand gelegten *Arenicola claparedei*. (Der Rücken des Tieres ist jedesmal schwarz gezeichnet, der Bauch weiß.) a Bewegung bei Bauchlage; seitliche Ansicht; b—k Bewegungen bei Rückenlage; b, i u. k von der Seite, c—e von oben, f—h von vorn betrachtet; l Bewegung bei Seitenlage.

gerichtet ist. Indem nun gleichzeitig der Vorderleib sich immer stärker ventralwärts krümmt, geschieht es mit Notwendigkeit, dass schließlich der Kopf in einigermaßen senkrechter Lage den Boden berührt. Indessen wird dies keineswegs immer schon beim ersten Versuch erreicht. Im Falle des Misslingens versucht das Tier nach der andern Seite sein Glück; es geht also zunächst von *e* über *d* wieder nach *e* zurück, worauf durch Rechtskrümmung und Rechtstorsion die Spiegelbilder von *e*, *d* und *e* zustande kommen. So pendelt das Vorderende mehrfach hin und her in stets heftiger werdenden Bewegungen, bis es am Ende doch einmal den Boden berührt. Die Figuren *f* und *g* zeigen von vorn gesehen zwei derartige, der Lage *e* bzw. ihrem Spiegelbild entsprechende erfolglose Versuche, zur Erde zu kommen, zu denen sich erst in *h* ein erfolgreicher gesellt. *i* und *k* endlich zeigen dasselbe Stadium des Bewegungskomplexes in seitlicher Ansicht. In *i* wendet sich das Vorderende des Wurms nach hinten, vom Beschauer weg, in *k* umgekehrt auf ihn zu, also nach der rechten Seite des Tieres. Was macht nun der Wurm, wenn man ihn auf die Seite legt? Hierauf antwortet Fig. *l*. Sie lehrt, dass die *Arenicola* genau wie in den bisher besprochenen Fällen ihren Vorderleib zunächst ventralwärts krümmt und erst hierauf seitlich biegt. Dass diese Biegung durchaus nicht immer gleich nach der richtigen Seite erfolgt, möge durch den punktierten Umriss angedeutet sein.

Während alle hier geschilderten Vorgänge bleibt der Hinterleib des Tieres bewegungslos, erst wenn der Kopf den Boden gefunden hat und zu bohren anfängt, wird der übrige Körper mechanisch nachgezogen. Schon aus den bisherigen Beobachtungen ergibt sich mit Sicherheit, dass die verschiedenen Bewegungen, die der Wurm ausführt, je nachdem er auf dem Bauch, Rücken oder auf der Seite liegt, nicht prinzipiell voneinander abweichen. Denn offenbar führt das in Rückenlage befindliche Tier zunächst die gleiche Bewegung aus wie in der Bauchlage (Ventralkrümmung), dann die für die Seitenlage charakteristische Seitenbiegung, und erst hierauf erfolgen die für die Rückenlage eigentümlichen Torsionsbewegungen.

Es liegt also die Annahme sehr nahe, dass der Wurm ganz unabhängig von seiner Lage stets die gleichen Bewegungen ausführt, um sich einzubohren, nur dass dieselben je nachdem in verschiedenen Stadien abgebrochen werden, und zwar am zeitigsten bei Bauchlage, wenig später in der Seitenlage, während die Rückenlage die ausgiebigste Bewegung verlangt. Dies wird durch folgendes einfaches Experiment streng bewiesen: der Wurm wird in eine kleine, mit Sand gefüllte Röhre gesetzt, aus der nur sein Kopf ca. einen Zentimeter vorschaut. Jetzt ist es ganz gleichgültig, wie ich die Röhre halte, stets erfolgen bis zur Ermüdung die bei der Rücken-

lage geschilderten komplizierten Bewegungen. Einflüsse der Schwerkraft oder solche einer einseitigen Berührung mit dem Erdboden sind bei dieser Versuchsanordnung vermieden, so bleibt nur die oben gemachte Annahme.

Zusammenfassend lässt sich also folgendes über die Einbohrbewegungen von *A. claparedei* sagen. Das Tier ist über seine Lage absolut nicht orientiert und hilft sich daher, wenn es ausgegraben wird, in der Weise, dass es durch mannigfache Bewegungen den Raum ganz systematisch nach drei verschiedenen Richtungen absucht, und zwar zunächst ventralwärts, hilft dies nichts, seitlich, endlich, im Falle auch dieses misslingt, nach der Dorsalseite hin. So kommt der Wurm nach einigen Anstrengungen stets mit absoluter Sicherheit dazu, den Boden zu berühren, wobei das Vorderende nicht genau senkrecht steht, sondern ein wenig geneigt gehalten wird, mit der Rückseite nach oben.

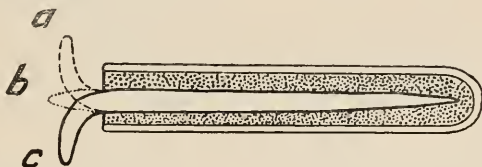


Fig. 3. *Arenicola grubei*. Versuch mit kleiner Glasröhre zur Demonstration des Vertikalreflexes. Der Wurm biegt sein aus der Röhre vorstehendes Vorderende stets vertikal nach abwärts (c). Dreht man die Röhre um 180°, so geht er sofort aus der Lage a über b nach c zurück.

Von *A. grubei* wissen wir bereits, dass sie, auf den Sand gelegt, ungeachtet ihrer Lage stets das Vorderende vertikal nach unten neigt. Indessen blieb es bisher ungewiss, ob dies eine Schwerkraftswirkung sei oder eine thigmotropische Bewegung, hervorgerufen durch eine Reizung der jeweils den Boden berührenden Seite.

Ein Versuch mit einer kleinen, sandgefüllten Röhre, in welche der Wurm hineingesteckt wird (Fig. 3), genau wie es von *A. claparedei* soeben beschrieben wurde, entscheidet zugunsten der Schwerkraft. Denn es zeigt sich, dass der Wurm auch hier in jeder beliebigen Lage sein Vorderende erdwärts biegt. Am nettesten lässt sich dies in der Weise demonstrieren, dass man die Röhre zunächst senkrecht stellt, mit der Öffnung nach oben. Wenn sie nicht zu eng ist, kriecht der Wurm sofort hinein. Will ich ihn nun zwingen, wieder hervorzukommen, so brauche ich nur die Röhre so zu drehen, dass die Öffnung nach unten gekehrt ist, der erwartete Erfolg tritt augenblicklich ein.

Hiermit ist unsere Untersuchung beendet, soweit sie auf einem Vergleich beider *Arenicola*-Arten beruht. Die Tatsache, dass die statozystenlose *A. claparedei* sich zur Schwerkraft absolut indifferent

verhält, während *A. grubei*, welche im Besitz wohl ausgebildeter Statozysten ist, deutlich positiv-geotropisch reagiert, lässt kaum eine andere Deutung zu, als dass eben diese Statozysten es sind, welche die Schwerkraftsreaktion vermitteln.

Indessen ist dies noch kein völlig strenger Beweis, ein solcher ist nur auf operativem Wege durch Exstirpation der Statozysten oder durch Durchschneidung ihrer Nerven zu erreichen.

Diejenigen Forscher, die sich bisher mit unserem Gegenstande beschäftigt haben, scheinen nun eine solche Operation für unmöglich gehalten zu haben. So schreibt Ehlers (1892)<sup>2)</sup> in seiner Arbeit über „die Gehörorgane der Arenicolen“, nachdem er aus-

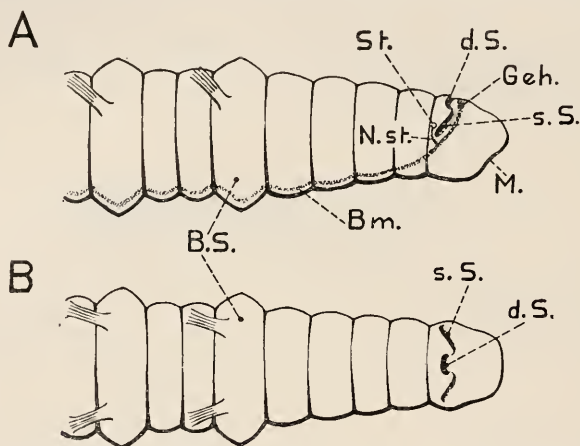


Fig. 4. Vorderende von *Arenicola grubei*. *A* von der Seite, *B* von oben gesehen. *B.m.* Benchmark; *B.S.* erstes borstentragendes Segment; *d.S.* dorsale Sinnesgrube; *Geh.* Gehirn; *M.* Mund; *N.st.* Nervus staticus; *s.S.* seitliche Sinnesgruben; *St.* Statozysten.

geführt hat, dass den Otozysten „neben der akustischen Funktion auch die der Empfindung und Überwachung der Gleichgewichtslage des Körpers“ zugeschrieben werden könnte: „Bei der schwer zugänglichen Lage der Organe bei *Arenicola* wird die Bestätigung solcher Auffassung auf dem Wege des Experiments kaum zu erreichen sein.“ Fauvel kleidet die gleiche Auffassung in folgende Worte: „Seul le Branchiomme permet l'expérimentation, les autres espèces sont trop petites ou bien comme les Arenicoles, ont des otocystes situés trop profondément pour qu'il soit possible de les enlever sans lésions graves entraînant rapidement la mort de l'animal.“

Ich freue mich nun, beweisen zu können, dass die Skepsis, welche den Worten dieser Autoren zugrunde liegt, eine unbegründete war. Die Exstirpation der Statozysten selbst scheint zwar

2) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 53, Suppl., 1892.

auch mir unmöglich, dagegen erwies sich die Durchschneidung des Nervus staticus bei *Ar. grubei* leicht durchführbar.

Zum Verständnis des weiteren ist es notwendig, etwas genauer auf die Anatomie des Kopfes von *Ar. grubei* einzugehen. Das bei zurückgezogenem Rüssel konisch zulaufende Vorderende, als dessen hintere Begrenzung das erste borstentragende Segment gelten mag, zeigt fünf Ringel, die durch vier Ringfalten getrennt sind (Fig. 4). Das vorderste dieser Ringel, an dessen terminalem Ende sich der Mund befindet, ist zirka doppelt so lang als die anderen und trägt als auffallendstes Merkmal die sogen. Nucal- oder Nackenorgane (*d.S.* und *s.S.*). Diese bestehen bei unserer Art aus einer medianen, dorsal gelegenen (*d.S.*) und zwei lateralen Sinnesgruben (*s.S.*), die von den Seiten der ersten aus nach hinten und bauchwärts ziehen. Dicht vor der medianen Grube liegt das Gehirn (*Geh.*), während die Schlundkommissuren dem Vorderrande der seitlichen Gruben parallel zum Bauchmark ziehen.

Um nun die Lagebeziehung dieser Organe zu den uns hier am meisten interessierenden Statozysten festzustellen, macht man am besten folgendes Präparat: Der Wurm wird in schwachem Alkohol (10–20%) getötet und darauf in Seewasser übertragen; hierauf wird er ventral genau entlang des Bauchmarks geöffnet bis zum Munde und aufgeklappt, sowie Darm und Dissepimente entfernt. Dreht man nun das Präparat um, so dass die Haut nach oben gerichtet ist, so gelingt es leicht, mit Hilfe einer spitzen Pinzette die Kutikula gänzlich abziehen und die darunter liegende grüne Epidermis mit einem Messerchen vorsichtig abzuschaben. Ist das störende Pigment völlig entfernt, so wird das Präparat gut ausgespannt, gehärtet, in Boraxkarmin gefärbt und aufgehellt. Wenn es gut gelungen ist, kann man an ihm folgende Einzelheiten erkennen (siehe die umstehende Figur 5): Gehirn und Schlundkommissuren umziehen in flachem Bogen die deutlich sichtbaren Sinnesgruben. Etwas dorsal und ein wenig kaudalwärts vom ventralen Ende der seitlichen Gruben gewahrt man die Statozysten, deren ganglienzellenreicher Nerv hart am Rande der Gruben entlang zum Schlundring zieht.

Aus diesem Befunde ergibt sich leicht, dass ein Schnitt durch das ventrale Ende der seitlichen Sinnesgruben mit Sicherheit auch den Nervus staticus treffen muss. Auf dem Bilde ist ein solcher idealer Schnitt durch eine schwarze Linie markiert. Man sieht, dass er, richtig geführt, andere lebenswichtige Organe nicht trifft. Vor allen Dingen aber braucht man zu dieser Operation den Wurm gar nicht zu öffnen, da die Sinnesgruben von außen deutlich sichtbar sind.

Zur praktischen Ausführung des Schnittes bedarf es natürlich einiger Übung. Narkotisiert werden die Tiere am besten durch



Einleiten von Kohlensäure in Seewasser, worauf man sie in eine kleine Präparierschale auf die Seite legt und in das ventrale Ende der seitlichen Sinnesgrube mit einem feinen Messerchen einsticht, und zwar so, dass der Schnitt schräg von vorn und oben nach unten und hinten verläuft. Ist dies beiderseits geschehen, so wird der Wurm ins Aquarium zurückgelegt und nach einigen Stunden wie gewöhnlich mit Sand bedeckt. Die Untersuchung findet am besten erst am nächsten Tage statt, um eine etwaige ungünstige Einwirkung der Narkotisierung auf die Reflextätigkeit des Tieres auszuschließen. Am 27. März waren auf diese Weise fünf Würmer operiert worden. Am 28. war einer davon aus nicht näher untersuchten Gründen gestorben, die anderen vier waren äußerst munter und bohrten wie normale Würmer. In die kleine Versuchsröhre

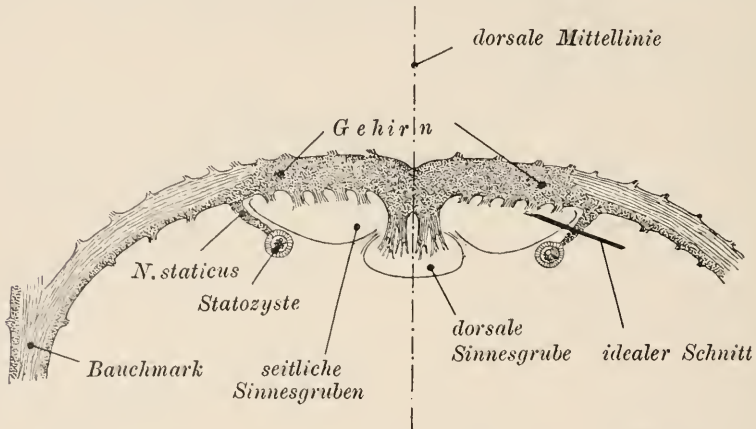


Fig. 5. *Arenicola grubei*. Lagebeziehung der Statozysten zum Gehirn und den Nackenorganen (Sinnesgruben). (Wurm ventral geöffnet und ausgebreitet.)

gesetzt, zeigten zwei von ihnen gegen früher durchaus keine Veränderung, der Vertikalreflex war deutlich und scharf ausgeprägt — es bedarf keiner Erwähnung, dass sämtliche *Arenicolen* vor der Operation in der gleichen Weise auf diesen Reflex hin geprüft worden waren —. Die übriggebliebenen zwei dagegen erwiesen sich der Schwerkraft gegenüber als völlig indifferent, sie hatten somit durch die Operation ihr Orientierungsvermögen verloren.

Nummehr wurden alle vier Tiere abgetötet und zu den oben beschriebenen Flächenpräparaten verarbeitet, deren wichtigste Einzelheiten die nebenstehende Figur zeigt. Hierbei beziehen sich die Bilder *A* und *B* auf diejenigen beiden Würmer, die den Vertikalreflex auch nach der Operation in unveränderter Weise gezeigt hatten, *C* und *D* auf die beiden anderen. Die Löcher, welche das Messer geschnitten hat, sind völlig schwarz gehalten, Schlundring und Statozystenerven punktiert, die Sinnesgruben nur in ihren

Umrissen angedeutet, alles Übrige ist fortgelassen. Es ist nun deutlich zu sehen, dass bei *A* die Operation linkerseits missglückt ist. Der linke Nervus staticus ist ganz sicher unverletzt; rechts geht der Schnitt sehr nahe an den Nerv heran, und ist es nach dem Totalpräparate zunächst nicht zu entscheiden, ob derselbe verletzt ist oder nicht. Bei *B* sind vier Löcher zu sehen, die daher rühren, dass der Wurm bei beiden Anstichen vollständig durchbohrt wurde, so dass das Messer auf der anderen Seite wieder zum Vorschein kam, bei *a'* und bei *b'*, während *a* und *b* die Einschnittstellen bezeichnen. Wiederum ist die linke Statozyste und ihr Nerv (*N.st.*) völlig zweifelsfrei intakt. Der rechte Nervus staticus dagegen ist zerschnitten. Wenn trotzdem der Wurm den normalen Vertikalreflex auch weiterhin aufweist, so braucht uns dies nicht zu wundern. Durch die Beobachtungen, die wir bisher über die vermutliche Funktion der Statozysten von *A. grubei* anstellen konnten, ist es äußerst wahrscheinlich geworden, dass die Wirkung der beiden Statozysten darin besteht, dass sie das Vorderende des Tieres vertikal einstellen. Dies ist wohl nur dann möglich, wenn sie in jeder beliebigen Lage in gleichem Sinne wirken, d. h. die gleichen Muskeln verkürzen bzw. strecken. Die Entfer-

nung nur einer von ihnen kann also niemals eine qualitative Änderung des Reflexes bewirken, sondern nur eine Schwächung desselben, die wohl schwer nachweisbar sein dürfte<sup>3)</sup>.

Gelungene Präparate zeigen die Bilder *C* und *D*. Aus der Lage der Schnittlöcher ergibt sich mit absoluter Sicherheit, dass

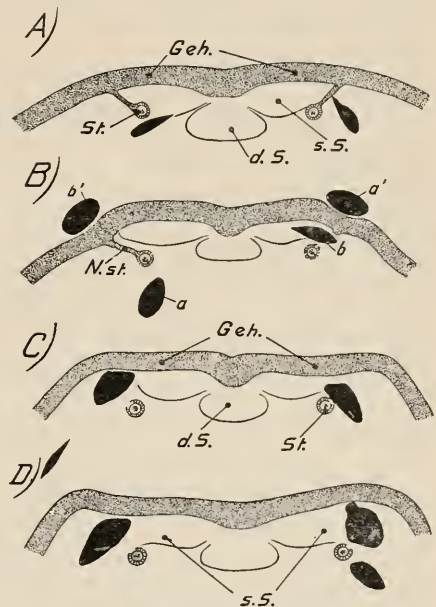


Fig. 6. *Arenicola grubei*. Mikroskopischer Befund bei vier operierten Exemplaren. Die Würmer sind, wie in Fig. 5, ventral geöffnet und ausgebreitet. Geh. Gehirn; d.S. und s.S. dorsale und seitliche Sinnesgruben (Nackenorgane); N.st. Nervus staticus; St. Statozyste. Die mit dem Operationsmesser geschnittenen Löcher sind schwarz gezeichnet.

3) Es ist gewiss interessant, dass neuerdings R. Magnus und A. de Kleijn in ihrer schönen Arbeit über „die Abhängigkeit des Tonus der Extremitätenmuskeln von der Kopfstellung“ das prinzipiell gleiche Verhalten für die Wirbeltiere (Katze) feststellen konnten. Sie schreiben p. 478: „Es genügt also ein Labyrinth, um den Gliedertonus auf beiden Körperseiten gleichmäßig zu beeinflussen.“

in beiden Fällen die beiderseitigen Nervi statici durchschnitten sein müssen. Direkt sichtbar ist dies indessen nicht, da an den Schnitt-rändern die Gewebe zu stark zerstört sind, um ein klares Bild zu ermöglichen.

Mikrotomschnitte, die von den hier beschriebenen vier Präparaten angefertigt wurden, ergaben für *B* und *C* das gleiche Resultat wie das Totalpräparat. Bei *A* zeigte es sich, dass der rechtsseitige Nervus staticus deutlich durchschnitten ist. Präparat *D* konnte wegen ungünstiger Schnittführung leider nur linksseitig kontrolliert werden.

Dieser Operationsbefund samt der Tatsache, dass bei den Würmern *C* und *D* der Vertikalreflex nach der Operation fehlte, während er bei *A* und *B* fortbestand, gibt uns die Gewissheit, dass es tatsächlich die Statozysten sind, welche den Vertikalreflex beherrschen. Daraus, dass ich die Operation nur an so wenigen Exemplaren ausgeführt habe, glaube ich, mir keinen allzu schweren Vorwurf machen zu müssen. Es scheint mir, dass die gleichsinnigen Resultate von zwei sicher gelungenen Operationen zu einem scharfen Beweise ausreichen, um so mehr, als dieser Beweis sich völlig mit dem Ergebnis der früher beschriebenen vergleichenden Beobachtungen deckt, die an sich schon zwingend genug waren. Immerhin wäre es natürlich besser gewesen, zahlreichere Individuen zu operieren. Hieran hinderte mich ein unglücklicher Missgriff in der Wahl der zunächst angewendeten Narkotisierungsmittel. Ich hatte in der ersten Zeit Äther hierzu genommen, der sich allem Anschein nach auch recht gut bewährte, da sich die Würmer sehr schnell von ihrer Betäubung erholten. Auch erwiesen sich alle Operationen, die ich mit ihnen anstellte, scheinbar als erfolgreich, indem der Vertikalreflex stets prompt ausblieb. Schließlich stellte sich aber heraus, dass er auch denjenigen Würmern fehlte, die zwar mit Äther narkotisiert, aber überhaupt nicht operiert worden waren. Alle mit Äther ausgeführten Operationen waren daher wertlos geworden und es fehlte mir später an Zeit, um eine größere Anzahl von Würmern anderweitig zu behandeln.

Wir wollen uns in folgendem wieder der Beobachtung des normalen, nicht operierten Wurmes zuwenden. Es ist ganz selbstverständlich und bedarf keiner weiteren Erläuterung, dass der bereits geschilderte Vertikalreflex, den *Ar. grubei* zeigt, sobald sie auf den Sand gelegt wird und der, nochmals gesagt, darin besteht, dass der Wurm sich senkrecht in den Sand einbohrt, nicht fortwährend wirksam sein kann, da offenbar eine derartige Einrichtung in jeder Hinsicht zu völlig unsinnigen biologischen Folgerungen führen würde. Wir müssen also damit rechnen, dass die Vertikalbewegung einige Zeit nach dem Einbohren aufhört, und es erhebt sich nunmehr die Frage, durch welche Faktoren dies bedingt sein möge.

Um hierüber ins Klare zu kommen, wähle ich folgende einfache Versuchsanordnung: Eine Glasröhre von ca. 3 cm innerem Durchmesser und etwa 25 cm Länge wird locker mit Sand gefüllt, der natürlich vollständig mit Seewasser durchtränkt ist, der Wurm oben hineingesetzt, sofort hierauf die Röhre mit einem Korken verschlossen und horizontal gelegt. Das Tier, stets bemüht, erdwärts zu bohren, wird so gezwungen, die Röhre in querer Richtung zu durchkriechen. Sehr bald erscheint sein bohrender Rüssel an der unteren Wand des Rohres, worauf dasselbe ca.  $180^\circ$  um seine Längsachse gedreht wird. Der Wurm, dessen Kopf jetzt senkrecht nach oben sieht, wendet sich sogleich um und erscheint nach wenigen Minuten wiederum an der unteren Röhrenwand. Die Umdrehungen der Röhre werden so lange fortgesetzt, bis die *Arenicola* nicht mehr darauf reagiert. Ich habe nun mit ein und derselben Röhre eine ganze Anzahl Würmer geprüft. Das Resultat war ein höchst merkwürdiges, denn stets hörten die Tiere nach ca. 15—20 Minuten auf, der Schwerkraft zu folgen. Dann blieben sie bewegungslos liegen oder bohrten in einer beliebigen Richtung weiter, horizontal oder gar nach oben. Machte es schon diese letzte Beobachtung unwahrscheinlich, dass das Aufhören des Reflexes eine Erschöpfungserscheinung sei, so konnte dies auf folgendem Wege streng widerlegt werden. Der Wurm wird, sobald er nicht mehr reagiert, aus der Röhre geschüttet und in die neu gefüllte sogleich wieder hineingesetzt, was alles in allem nur wenige Minuten beansprucht. Hierauf wird er einem neuen Ablenkungsversuch in der horizontal gelegten Röhre unterworfen. Er bohrt nun wieder ca. eine Viertelstunde erdwärts, genau wie vorher, wobei er eine gewisse Erschöpfung nur insofern zeigt, als er gegen das erste Mal seine Geschwindigkeit verringert hat. Nötigenfalls kann der Versuch noch ein drittes Mal wiederholt werden. Wenn also das Aufhören des Reflexes nach dem gesamten Zeitraum keine Erschöpfungserscheinung ist, was ist es dann?

Man muss sich wohl vorstellen, dass der Statozystenapparat auf eine vorerst nicht näher bekannte Weise — in den beschriebenen Versuchen eben nach der genannten Zeit — ausgeschaltet wird, so dass also nachher der Wurm in beliebiger Richtung weiterbohren kann. Wir haben es folglich, wie später noch näher bewiesen werden wird, mit einer Hemmung des Vertikalreflexes zu tun. Was nun die Ursachen dieser Erscheinung betrifft, so könnte man sich zunächst durch die soeben mitgeteilten Versuche zu der Annahme verleiten lassen, dass tatsächlich die Zeit hierbei eine Rolle spiele, derart etwa, dass der durch das Ausgegrabenwerden ausgelöste Vertikalreflex nach einiger Zeit allmählich verklinge. Eine solche Annahme führt aber erstens notwendigerweise zu biologisch unsinnigen Konsequenzen, wie später gezeigt werden wird, ferner

ist sie experimentell auf folgende Weise leicht zu widerlegen. Eine *Arenicola* wird in eine sandgefüllte Röhre gesetzt, die einen inneren Durchmesser von nur 15 mm hat. Man wird erstaunt sein zu finden, dass sich unter diesen Verhältnissen eine Bohrtiefe von nur 5–10 cm ergibt, die in 5–7 Minuten etwa erreicht wird. Zweitens zeigt es sich, dass in der gleichen Röhre, in der die Würmer sonst 15–20 Minuten bohren (30 mm innerer Durchmesser), die Bohrzeit eine sehr viel geringere wird, wenn man den Sand ein wenig feststampft. Das Gemeinsame beider Versuche liegt nun offenbar in dem größeren Sandwiderstand, den die Tiere beim Bohren finden, im ersten Falle hervorgerufen durch den geringeren Durchmesser der Röhre, welcher ein Ausweichen des Sandes verhindert, im zweiten durch den festgepressten Sand selber. Folglich liegt der Gedanke nahe, dass es der größere oder kleinere Sandwiderstand ist, der die Länge der Bohrzeit bedingt, die Hemmung des Vertikalreflexes verursacht.

Wenn dies nun richtig ist, so muss es umgekehrt irgendwie gelingen, durch möglichstes Herabsetzen des Sandwiderstandes die Bohrzeit erheblich zu verlängern. Zu diesem Zwecke wurde ein kleines Aquarium konstruiert, welches ca. 30 cm Höhe und 15 cm Breite hatte bei nur 1 cm Tiefe. Von den beiden Breitseiten wurde die eine aus Glas angefertigt, die andere dagegen aus einem möglichst dünnen und nachgiebigen Stoff (Gaze). Das Ganze wird nun hochkant unter Wasser gesetzt, möglichst vorsichtig von oben mit lockerem Sand gefüllt und der Wurm schließlich oben auf den Sand hinaufgetan. Das Aquarium wird am besten ein wenig schräg gestellt (10–20°) mit der Glas-Breitseite nach unten. So zwingt man den erdwärts kriechenden Wurm, stets am Glase entlang zu kriechen und kann nun alle seine Bewegungen genau beobachten. Es ist nun klar, dass bei einer solchen Versuchsanordnung die Tiere beim Bohren nur einen äußerst geringen Widerstand finden, da der Sand nach der Gazeseite hin stets mit der größten Leichtigkeit ausweichen kann, und tatsächlich ergeben sich nun, unserer Annahme entsprechend, bedeutend verlängerte Bohrzeiten. Ich habe Würmer beobachtet, die mit geringen Unterbrechungen 1½ Stunden hintereinander bohrten. Hierbei ist es natürlich notwendig, dass man jedesmal, kurz bevor der Wurm den Boden erreicht, das Aquarium um 90° oder 180° umkehrt.

Immer wieder von neuem erstaunt man über die Präzision, mit welcher die Tiere auf die Schwerkraft reagieren; ohne Zweifel liefern sie das glänzendste Beispiel für geotaktische Bewegungen im Tierreich, das bisher bekannt ist.

Das Merkwürdigste aber ist, dass sich bei diesen Versuchen im Gazeaquarium eine eigentliche Hemmung überhaupt nicht beobachten lässt. Vorübergehend kann sie zwar auftreten, wenn man

den Wurm sich selbst überlässt, der dann dem Vertikalreflex folgend bis auf den Boden des Aquariums kriecht. In solchen Fällen wurde es gelegentlich beobachtet, dass er von hier aus zeitweilig nach oben bohrte, aber niemals lange. Sehr bald kehrt er zum Boden des Aquariums zurück, wo er dauernd liegen bleibt. Selbst nach mehreren Stunden, die er in dieser Lage verbracht hat, zeigt er sich sofort reaktionsfähig, wenn man das Aquarium wieder umdreht, ein Beweis, dass der Vertikalreflex die ganze Ruhepause hindurch „eingeschaltet“ war, eine Hemmung somit nicht eintrat. Ganz im Gegensatz hierzu sind Würmer, die sich in Glasgefäßen befinden, nach derartigen Ruhepausen völlig indifferent der Schwerkraft gegenüber.

Das Ausbleiben der Hemmung im Gazeaquarium scheint mir nun zu beweisen, dass tatsächlich der Sandwiderstand der hemmende Faktor ist, und nicht das Auftreffen auf irgendeinen harten Gegenstand, wie den Aquariumsboden oder etwa einen Stein.

Wäre dies letztere der Fall, was ja, nach den Glasröhrenversuchen allein zu urteilen, durchaus möglich wäre, so müsste bei dem im Gazeaquarium sich selbst überlassenen Wurm mit Notwendigkeit ebenfalls die Hemmung nach einiger Zeit auftreten, da er ja häufig genug mit dem Rüssel gegen den harten Boden des Aquariums stößt. Dies tritt erfahrungsgemäß nicht ein. Physiologisch sind beide Prozesse natürlich grundverschieden. Hoher Sandwiderstand erfordert als Antagonisten beim Bohren notwendigerweise einen entsprechenden Druck in der Leibeshöhle, also eine starke Muskelkontraktion, soll der Rüssel vorgestülpt werden. Beim Auftreffen auf einen festen Körper inmitten lockeren Sandes dagegen weicht der Rüssel einfach seitlich aus oder plattet sich gänzlich ab, ohne dass der Innendruck des Körpers deswegen zu steigen braucht. Die vorübergehende Hemmung, die trotzdem im Gazeaquarium gelegentlich beobachtet wurde, kann ich mir nur so erklären, dass der Wurm für kurze Zeit genau in eine Ecke des Aquariums kroch, wo naturgemäß der Sand nicht ausweichen kann und daher einen höheren Druck besitzt. Indessen ist dies nur eine Vermutung, zuverlässige Beobachtungen darüber fehlen leider.

Zusammenfassend können wir also über die vermutliche Ursache der Hemmung etwa folgendes sagen: Die Hemmung des Vertikalreflexes tritt um so eher ein, je größer der Sandwiderstand ist, den das Tier beim Bohren findet. Sie unterbleibt aber, wenn derselbe dauernd unterhalb einer gewissen Grenze liegt (Gazeaquarium). Hieraus folgt, dass der Sandwiderstand, welchen das Tier bei den einzelnen Bohrstößen zu überwinden hat, bzw. der ihm entsprechende Innendruck des Körpers, der Hemmungsreiz ist, der aber erst wirksam wird, wenn sich die Reizwirkung durch verschiedene aufeinanderfolgende Bohrstöße genügend summieren kann. Ist der Druck der einzelnen Bohrbewegung, wie im Gazeaquarium, sehr ge-

ring, so wird er überhaupt nicht rezipiert, folglich kommt alsdann auch keine Summierung, keine Hemmung zustande.

Der biologische Nutzen dieser Einrichtung — soweit es sich wirklich so verhält, wie ich es hier geschildert habe — scheint mir nun äußerst klar zu sein. Der Vertikalreflex ist ganz sicherlich ein Fluchtreflex; er dient dazu, den Wurm von der Oberfläche des Sandes in eine bestimmte von ihm bevorzugte Tiefe zu führen, die nach Geschwindigkeit und Dauer des Bohrens zu urteilen, ziemlich beträchtlich sein dürfte, sicherlich über einen halben Meter. Dieser Erfolg könnte, rein theoretisch betrachtet, offenbar auf zwei gänzlich verschiedene Weisen erreicht werden: Es könnte erstens so eingerichtet sein, dass der Reflex den Reiz (des Ausgegrabenwerdens) überdauert, um dann nach einiger Zeit von selbst wieder abzuklingen. Zweitens wäre es vorstellbar, dass der Reflex so lange währt, bis er durch einen neuen Reiz gehemmt wird, der natürlich erst in der betreffenden Tiefe auftreten dürfte, die der Wurm zu erreichen sucht. Überlegt man sich nun, was das für ein Reiz sein könnte, so kommt offenbar nur der Sandwiderstand in Frage, denn dieser allein ändert sich mit der Tiefe, während das Medium sonst dauernd das Gleiche bleibt.

Werden beide Möglichkeiten auf ihre Zweckmäßigkeit hin geprüft, so ergibt sich, dass die zuerst erwogene (Abklingen des Reizes) sehr unzureichend wäre, denn je nach dem Widerstande durch Steine etc., den das Tier auf seinem Wege nach unten findet, wird sich die Zeit verlängern, die es braucht, um die Tiefe zu gewinnen, und der Reflex ganz verschieden bald in dieser bald in jener Tiefe aufhören. Beim zweiten Modus dagegen (Hemmung durch Sandwiderstand) durchheilt der Wurm zunächst offenbar eine hemmungslose Zone, in der ihn, wie früher ausführlich erörtert wurde, Steine und andere Hindernisse wohl aufzuhalten vermögen, ohne dass aber deswegen der Reflex aufhört, da der Sandwiderstand in dieser Region stets unterhalb der Reizschwelle bleibt. Die Hemmung kann vielmehr erst in derjenigen Tiefe eintreten, die zu erreichen der Sinn des ganzen Vorganges ist.

Meine Beobachtungen an *Arenicola* sind hier im wesentlichen zu Ende. Eine Reihe weiterer Punkte, die unser Problem betreffen, bedürfen noch der Untersuchung. Zunächst bleibt es unklar, wie die Würmer den Hemmungsreiz (also den Sandwiderstand bzw. den ihm entsprechenden Innendruck des Körpers) eigentlich rezipieren. Ich habe bisher keinen Weg gefunden, diese Frage zu lösen. Möglicherweise spielen die unten erwähnten Nackenorgane hierbei irgendeine Rolle. Näher liegt mir indessen die Vorstellung, dass die Empfindung des durch die Muskelkontraktion hervorgerufenen Innendruckes an keine bestimmte Stelle des Körpers gebunden ist, und dann dürfte es unmöglich sein, weiter vorzudringen.

Wenig bekannt ist ferner der nähere Mechanismus der Auslösung des Vertikalreflexes. Wir wissen bisher nur, dass er stets eintritt, wenn der Wurm aus dem Sande genommen wird. Dieser Akt des Ausgegrabenwerdens gehört zunächst sicherlich in die Kategorie der mechanischen Reize<sup>4)</sup>. Er ist aber ein äußerst komplexer Reiz, und es fragt sich nun, welche Einzelreize innerhalb dieses Komplexes die eigentlich wirksamen sind.

Vor allem umfasst er eine Reihe grober mechanischer Insulte: Der Wurm wird beim Ausgraben notwendigerweise gedrückt, gezogen u. s. w. Diese auszuschließen ist völlig unmöglich. Dagegen müsste die Feststellung leicht gelingen, ob starke mechanische Reize auch dann den Vertikalreflex auslösen, wenn sie den Wurm im Sande treffen, ohne dass er ausgegraben wird. Voraussehen lässt sich dies keineswegs. Der sehr leicht auszuführende Versuch müsste — positiv oder negativ — jedenfalls ein wichtiges Ergebnis liefern. Parallelversuche mit anderen Polychäten anzustellen, die sich hinsichtlich ihrer Lebensweise mit *Arenicola* vergleichen ließen, hatte ich bisher keine Gelegenheit. Um so näher lag der Gedanke mit der Holothurie *Synapta* zu experimentieren, einer Form, die mit *Arenicola* den Besitz von Statozysten und die grabende Lebensweise teilt.

Über die Anatomie der Statozysten von *Synapta* sind wir hinlänglich orientiert. Dem radiär-symmetrischen Bau der Holothurien entsprechend finden sich zehn Statozysten, die paarweise an den fünf Radiärnerven in der Nähe des Nervenringes sitzen.

Auch über ihre Funktion sind wir bereits ein wenig unterrichtet, durch Versuche, die Clark<sup>5)</sup> angestellt hat, und aus denen hervorgeht, dass die Statozysten auch hier auf Schwerkraftreize reagieren. Was Clark fand, sei im folgenden mitgeteilt: Er schreibt: „Dass die Tiere auf eine Änderung ihrer Lage reagieren, wurde durch folgendes Experiment bewiesen. Einige *Synaptas* wurden auf ein dünnes Brett gesetzt, das gegen den Boden eines Seewasserbehälters stark geneigt war. Sie suchten nun stets den Boden des Gefäßes zu erreichen, ganz gleichgültig, in welcher Stellung sie auf das Brett gesetzt worden waren. Kein einziges Mal geschah es, dass das Tier nach oben kroch.

Eine einzelne *Synapta* wurde auf das Brett gesetzt, und dasselbe, nachdem das Tier begonnen hatte, abwärts zu kriechen, sehr

4) Die Möglichkeit, dass die Ausgrabung als Lichtreiz wirkt, glaube ich von vornherein ausschließen zu dürfen. Die Versuche wurden unter den verschiedensten Beleuchtungsbedingungen angestellt, vom hellsten Sonnenlicht bis zum matten Schein einer einzigen, weit entfernten Glühbirne, ohne dass jemals ein Unterschied in den Reflexen zutage getreten wäre. Immerhin dürfte eine Nachprüfung auch dieses Punktes nützlich sein.

5) Clark, H. L. The *Synaptas* of the New England Coast Bull. U. S. Fish. Comp., Vol. 19, 1899.



vorsichtig so lange gedreht, bis das untere Ende zum oberen wurde. Kaum hatte das Brett die Horizontalebene erreicht, als die *Synapta* zu kriechen aufhörte, und als nun die Neigung größer wurde, drehte sie sich um und kroch wieder zurück. Jeder Wechsel in der Neigung des Gefäßes hatte einen solchen in der Bewegungsrichtung der *Synapta* zur Folge. Dieses Experiment wurde verschiedene Male mit verschiedenen Individuen versucht, stets mit dem gleichen Erfolg.

Die Bewegung des Brettes wurde unter möglichst geringer Erschütterung des Wassers vorgenommen, und niemand, der das Benehmen der *Synaptas* sah, konnte in Zweifel sein, dass es die Änderung der Lage war, welche die Bewegungsänderung des Tieres hervorrief.“ Im weiteren schlägt dann Clark für die Statozysten den Namen „positional organs“ vor. Dass wirklich diese es sind, welche die soeben geschilderten Bewegungen bedingen, daran kann ja wohl, besonders im Hinblick auf die so sehr ähnlichen Verhältnisse bei *Arenicola* kein Zweifel sein.

Es braucht nicht erwähnt zu werden, dass es völlig unmöglich ist, die zehn Statozysten von *Synapta* zu extirpieren, schon deswegen, weil die äußerst empfindlichen Tiere auf jeden sie störenden Eingriff mit Autotomie antworten, die allem Weiteren ein Ziel setzt. Man muss sich also mit dem Ergebnis der direkten Beobachtung begnügen. Ich habe nun die meines Erachtens unnötig umständlichen Clark'schen Versuche nicht genau wiederholt, sondern eine Reihe von Experimenten angestellt, ähnlich denjenigen, die bei *Arenicola* zur Anwendung kamen. Als Objekte dienten junge, etwa 5—10 cm lange Exemplare von *Synapta digitata*. Dieselben zeigen die höchst lästige Neigung zur Autotomie lange nicht in dem Maße, wie erwachsene, halten sich auch im Aquarium länger frisch. Über die Wirkung der Statozysten kann man sich nun in sehr einfacher Weise orientieren. Man nehme eine *Synapta* aus dem Sande und halte sie unter Wasser in beliebiger Lage in der Hand. Es wird sich zeigen, dass sie, ohne jede Rücksicht auf ihre Lage, jedesmal ihr Vorderende vertikal nach unten krümmt, also je nachdem ventralwärts, dorsalwärts oder seitlich, genau wie wir es bei *Arenicola grubei* gesehen haben. Diese Vertikalkrümmung ist stets begleitet von den charakteristischen Grabbewegungen der zehn Tentakeln. Diese werden zunächst nach vorn vorgestreckt und dann nach außen gebogen, wodurch sie den Sand, der dem grabenden Tiere im Wege liegt, beiseite schaffen. Die Tentakeln setzen ihre Tätigkeit gewöhnlich eine Zeitlang an Ort und Stelle fort, bis sie ein genügend großes Loch gegraben haben, in welches sich dann der Körper ruckweise vorschiebt.

Es erheben sich nun genau die gleichen Fragen, die schon bei *Arenicola* berührt wurden nach Auslösung und Hemmung des durch die Statozysten hervorgerufenen Vertikalreflexes.

Hinsichtlich der Auslösung hoffe ich ein wenig weiter gekommen zu sein wie bei *Arenicola*. Zunächst steht auch hier fest, dass das „Ausgegrabenwerden“ als auslösender Reiz wirkt. Im Anschluss daran drängt sich einem wiederum die Frage auf, welcher Einzelreiz dieses Reizkomplexes der wirksame sein möge. Bei *Arenicola* bleibt dies fürs erste unentschieden. Hier dagegen lässt es sich zunächst leicht zeigen, dass selbst ziemlich starke mechanische Reize nicht wirksam sind, wenn das Tier gänzlich im Sande verborgen bleibt: Zwei Synapten werden in das bekannte, sandgefüllte Gazeaquarium gesetzt und dasselbe horizontal unter Wasser gehalten mit der Glasseite nach unten. Nun wird der Sand von oben her mit dem Finger ziemlich kräftig durchgeknetet, systemetrisch über die ganze Fläche hin. Trotzdem ist eine Wirkung auf die Synapten nicht erkennbar, deren Tentakeln bei eingetretener Reaktion auf der Glasseite bohrend erscheinen müssten.

Zweitens konnte bewiesen werden, dass qualitativ gleiche, aber viel schwächere Reize sehr wohl wirksam sind, wenn sich das Tier außerhalb des Sandes befindet. Die Synapten sind, wie hier erwähnt sein möge, keine tiefbohrenden Tiere. Sie kommen zuweilen an die Sandoberfläche und liegen unbedeckt da. Dass dies nicht nur im Aquarium, sondern auch in der freien Natur geschieht, dafür spricht die verschiedene Färbung von Rücken und Bauch. Zufällig überraschte ich einige Tiere, deren Kopf und Hinterteil frei ins Wasser ragte, während nur das Mittelstück unter Sand war. Ein vorsichtiges Betupfen des Hinterendes hatte nun jedesmal sofort die charakteristische Vertikalkrümmung des Vorderendes und Beginn der Grabbewegungen zur Folge. Man wird also zweifelsohne sagen dürfen, dass nur solche mechanische Reize den Vertikalreflex auszulösen vermögen, die das Tier im freien Wasser treffen.

Über die Hemmung, die nunmehr zu besprechen übrig bleibt, bin ich leider bisher zu keiner vollständigen Klarheit gekommen. Sie lässt sich, wie bekannt, nur durch einen sogen. Ablenkungsversuch einigermaßen ergründen: durch Drehung der sandgefüllten Glasröhre verändert man die Lage des darin befindlichen Tieres zur Schwerkraftsrichtung und beobachtet nun, ob dasselbe kompensatorische Bewegungen ausführt, die seinen Vorderleib wiederum vertikal einstellen, oder nicht.

Durch eine Reihe derartiger Versuche glaube ich mich hinlänglich davon überzeugt zu haben, dass im strengen Gegensatz zu *Arenicola* der Vertikalreflex bei *Synapta* aufhört, sobald das Tier im Sande verschwunden ist. Diese Versuche ausführlicher zu schildern, ist eigentlich bei ihrer Einfachheit kaum nötig: Eine Glasröhre von ca. 3 cm innerer Weite wird mit Sand gefüllt und — selbstredend unter Wasser — die Holothurie darauf getan. Hat sie sich halb eingegraben, so wird die Röhre schräg gelegt, fast horizontal,

worauf sehr bald die grabenden Tentakeln des Tieres an der Unterseite des Glases erscheinen. Dreht man jetzt die Röhre um  $180^\circ$ , so wird man je nachdem verschiedenes beobachten: Ist noch immer ein Teil des Tieres außerhalb des Sandes, so wird auf die Umdrehung eine deutliche Reaktion eintreten, hat es sich aber inzwischen gänzlich eingegraben, so bleibt jede weitere Reaktion mit Sicherheit aus.

Wenn nun, wie es doch den Anschein hat, das völlige Verschwinden im Sande tatsächlich die Bedingung zum Aufhören des Vertikalreflexes ist, so müssen folgende zwei Kontrollversuche leicht gelingen: Tiere, die unmittelbar nach der Ausgrabung wieder mit Sand zugeschüttet werden, dürfen den Reflex überhaupt nicht zeigen; solche umgekehrt, die irgendwie gezwungen werden, ihr Hinterende im freien Wasser zu belassen, müssen dauernd fortbohren. Der erste dieser beiden Versuche ist nun sehr leicht realisierbar. Die Holothurie wird in eine nur halb mit Sand gefüllte Röhre gesetzt und dieselbe dann so schnell wie möglich vollständig aufgefüllt. Halte ich jetzt die Röhre horizontal, so werde ich stets vergeblich darauf warten, die Tentakeln an der Unterseite des Glases erscheinen zu sehen. Der Gegenversuch, welcher eine dauernde Bohrleistung bezweckt, ist nun aber leider nicht ausführbar. Man kann natürlich während des Ablenkungsversuches den Sand im gleichen Maße wegschaufeln als das Tier sich eingräbt und so den Hinterleib dauernd freihalten, dabei wird aber unvermeidlich das Tier immer wieder von neuem gereizt. Hierdurch wird der ganze Versuch illusorisch, denn er soll ja gerade zeigen, wie lange der einmalige Reiz auf das Tier wirkt.

Wir müssen also wohl oder übel auf diesen Versuch verzichten<sup>6)</sup>. Immerhin hoffe ich auch ohne ihn die Sachlage so weit

---

6) Ich möchte immerhin ein Experiment nicht unerwähnt lassen, durch das ich versucht habe, die angedeuteten Schwierigkeiten zu umgehen. Wenn es auch nicht streng beweisend ist, kann es doch als Hilfsargument dienen für die oben skizzierte Anschauung. Eine Bleiröhre von etwa 30 cm Länge und 3 cm innerer Weite wird in einzelne ca. 1 cm hohe Stücke zersägt, diese alle übereinander ins Aquarium gestellt, das Ganze vorsichtig mit Sand gefüllt und das Tier oben darauf gesetzt. Nun warte ich immer so lange, bis nur noch ein knapper Zentimeter des Hinterleibes vorragt und nehme dann behutsam den jeweils obersten Bleiring ab, worauf der überstehende Sand langsam allseitig herunterfließt. Wenn man das Abnehmen der Bleiringe mit genügender Vorsicht ausführt, kann man neue Reizungen des Tieres ziemlich sicher vermeiden. Es zeigt sich nun, dass bei solcher Versuchsanordnung die Synapten tatsächlich außerordentlich anhaltend bohren, oft über 1 Stunde hintereinander. Die größte hierbei durchgrabene Strecke, die ich gemessen habe, betrug 18 cm. Man sieht, dass die Tiere außerordentlich langsam bohren. Nachher sind sie ziemlich erschöpft, was daran zu sehen ist, dass sie, ins große Aquarium zurückgebracht, sehr viel mehr Zeit als normalerweise gebrauchen, um sich wiederum einzugraben. Der Versuch ist aber ganz einfach deswegen ziemlich wertlos, weil er kein Ablenkungsversuch ist. Wir wissen ja gar nicht, ob das

geklärt zu haben, dass es nunmehr gelingt, von der ganzen Erscheinung folgendes Bild zu entwerfen:

Die Statozysten vermitteln bei *Synapta* eine erdwärts gerichtete Fluchtbewegung, die eintritt, sobald das Tier entweder gewaltsam aus dem Sande gegraben oder frei auf dem Sande liegend von irgendeinem Feinde überrascht wird. Die zwangsläufig vertikale Bewegung hört auf, sobald die *Synapta* gänzlich im Sande verschwunden ist. Dies erlaubt kaum eine andere Deutung, als dass bei Gegenwart des Hautreizes, den die allseitig das Tier umgebenden Sandpartikelchen verursachen, der Statozystenapparat irgendwie ausgeschaltet wird, genau wie es bei *Arenicola* durch den Sandwiderstand der Fall ist. Die Tatsache, dass Reize, die das Tier im Sande selbst treffen, unwirksam bleiben, erklärt sich so von selbst.

Mit der Schilderung meiner eigenen Beobachtungen bin ich hier zu Ende. Es sei mir zum Schluss nur noch gestattet, einen kritischen Blick auf diejenige Ansicht über die Funktion der Statozysten von *Synapta*, *Arenicola* und anderen grabenden Formen zu werfen, die wohl zurzeit als die herrschende gelten kann.

Früher sprach man bekanntlich stets davon, dass die wirbellosen Tiere mit ihren Otozysten hören; später, als in gewissen Fällen ihre Funktion als Gleichgewichtsorgane erwiesen wurde, gewöhnte man sich daran, ganz allgemein von Orientierungsorganen zu reden. Man stellte sich dabei wohl vor, dass die Tiere mit ihrer Hilfe das ganze Leben hindurch über ihre Lage in Raum unterrichtet wären, und dass sie danach ihre Bewegungen einzurichten verständen.

Hören wir einen neueren Autor. Becher sagt (1909<sup>7)</sup> p. 422: „Mit Sicherheit können wir annehmen, dass die Synapten die Stellung ihres Körpers mittelst der Statozysten wahrzunehmen imstande sind. Für Tiere, die im Sande etc. graben, müssen solche Organe für die Wahrnehmung der Körperstellung von höchster Bedeutung sein. Die Körperoberfläche steht ja beim Graben an allen Stellen in inniger Berührung mit dem Sande, die Sensationen der Haut können daher für die Orientierung nur wenig oder gar keinen Wert haben. Dagegen vermag eine Synaptide, die ganz im Sande vergraben ist, mittelst ihrer Statozysten z. B. stets die Richtung nach oben (die in den meisten Fällen aus dem Boden hinausführt) zu finden. Danach mag man ermessen, wie außerordentlich wichtig diese Organe gerade für die Synapten sind.“

---

Tier während der ganzen Zeit wirklich dem Vertikalreflex folgte, oder ob es einfach in der Richtung bohrte, die ihm die eng begrenzte Röhre vorschrieb. Man darf überhaupt bei *Synapta* das Vertikalbohren nicht verwechseln mit dem Weiterbohren in der einmal angenommenen Richtung.

7) Becher, S. Die Hörbläschen der *Leptosynapta bergensis*. Ein Beitrag zur Kenntnis der statischen Organe. Biol. Centralbl., Bd. 29, Nr. 13, 1909.

Diese, wie ich ausdrücklich hervorheben möchte, auf lediglich spekulativer Grundlage aufgebaute Ansicht dürfte, wie schon gesagt, zurzeit die herrschende sein; sie lässt sich natürlich genau so gut auf *Arenicola* anwenden. Ich halte sie indessen für durchaus verfehlt. Wenn tatsächlich die Statozysten zur Orientierung im Sande so überaus wichtig sind, wie Becher meint, so muss man eigentlich erwarten, dass sie sich bei sämtlichen grabenden Formen vorfinden. Dies ist nun keineswegs der Fall. Wie helfen sich aber dann diejenigen Formen, die keine Statozysten besitzen? Einfach zu behaupten, sie seien schlechter organisiert als die anderen, scheint mir durchaus unzulässig. Es ist doch überhaupt mehr als fraglich, ob es besser und schlechter angepasste Arten gibt. Wo es so aussieht, ist höchstwahrscheinlich unsere Unwissenheit in biologischen Dingen daran schuld. Wenn also von zwei einander nahestehenden Formen die eine irgendein bestimmtes Organ besitzt, welches der anderen fehlt, so wird man entweder annehmen müssen, dass diese zweite das betreffende Organ nicht braucht, oder dass sie dafür einen geeigneten anderweitigen Ersatz gefunden hat. Welches ist nun dieser Ersatz für die Statozysten — vorausgesetzt, dass dieselben Organe zur allgemeinen Orientierung sind — bei denjenigen Formen, denen sie fehlen? Solange es hierauf keine Antwort gibt, muss man es, scheint mir, leugnen, dass die Statozysten irgendetwas mit der allgemeinen Orientierung zu tun haben, um so eher, als keine einzige Beobachtung dafür spricht. Immerhin ist es notwendig, die Berechtigung der bisherigen Ansicht experimentell nachzuprüfen. Dies ist natürlich nur unter gewissen Voraussetzungen zugänglich. Wird behauptet, dass die jeweilige Lage mit Hilfe der Statozysten nur empfunden wird, ohne dass bestimmte Reaktionen auftreten, so ist es unmöglich, auf dem Wege des Versuchs irgendetwas zu erreichen. Es ist aber auch vorstellbar, dass auch nach dem Aufhören des Vertikalreflexes die Bewegungen des Tieres durch die Schwerkraft irgendwie bestimmt sind, etwa in diageotropischem oder negativ geotropischem Sinne. Meine bisherigen Versuche sprechen nun dagegen. Niemals habe ich feststellen können, dass meine Versuchstiere nach Eintritt der Hemmung des Vertikalreflexes in irgendeiner durch die Schwerkraft bedingten Richtung sich bewegt hätten. Ich muss aber zugeben, dass die wenigen Experimente, die ich anstellte, die Frage nicht definitiv entscheiden können, deren Lösung somit einer nochmaligen Untersuchung bedarf.

Über eine andere, von Becher aufgestellte Hypothese, glaube ich schneller hinweggehen zu dürfen. Er schreibt: „Schon eine gewöhnliche Statozyste mit gleichartigen Inhaltzellen wird aber auch eine Vorstellung von der Schnelligkeit einer aktiven oder passiven Körperbewegung geben können. Nach einer ruckartigen

Bewegung werden die Statolithen in anderer Weise zu dem neuen tiefsten Punkt der Blase gelangen als nach einer ganz langsamen Drehung. Bei einer plötzlichen Bewegungsänderung werden die Inhaltskörner durch ihre Trägheit an die Wand stoßen oder von ihr abfliegen, wie der Reisende beim plötzlichen Beginn oder Aufhören der Fahrt im Abteil des Eisenbahnwagens. Solche Überlegungen, die sich leicht weiter ausführen ließen, dürften zur Genüge deutlich machen, dass neben der Wahrnehmung der Lage, die Wahrnehmung der Bewegungen und der Schnelligkeit ihrer Änderungen durch die in Rede stehenden Organe ermöglicht wird. Die statischen Organe sind gleichzeitig dynamische Organe. Das gilt nicht allein für die „Hörbläschen“ der Synaptiden, sondern auch für die als „statische Organe“ erkannten ähnlichen Bildungen, die in anderen Tiergruppen vorkommen.“

Zunächst ist meines Erachtens diese Hypothese speziell für *Synapta* theoretisch nicht sonderlich gut fundiert. Denn dass diese Tiere bei der Langsamkeit ihrer Bewegungen besondere Organe zur Empfindung ihrer Geschwindigkeit nötig haben sollten, ist doch keineswegs wahrscheinlich.

Indessen sei dies nur nebenbei erwähnt. Was mich hauptsächlich dazu bringt, die Becher'sche Hypothese abzulehnen, ist, dass dieselbe in die Kategorie der völlig unkontrollierbaren Spekulationen gehört. Sie stützt sich auf keine vergleichende Beobachtung — wenigstens hat sich bisher nirgends eine Beziehung ergeben zwischen dem Ausbildungsgrade der Statozysten und der Geschwindigkeit ihrer Träger, obgleich nach Becher's Hypothese eine solche eigentlich existieren müsste — und sie entzieht sich außerdem jeglicher experimentellen Nachprüfung.

Dem Stande unserer bisherigen Kenntniss scheint es mir daher am besten zu entsprechen, wenn ich sage, dass bei *Arenicola* sowohl als bei *Synapta*, die Statozysten lediglich im Dienste einer speziellen Fluchtbewegung stehen, welche die Tiere von der Oberfläche in die sichere Tiefe führt, und dass ihnen eine sonstige Funktion nicht zukommt.

Die Leitung der zoologischen Station zu Neapel, welche mich bei meinen Studien in jeder Hinsicht in zuvorkommendster Weise unterstützte, möchte ich auch an dieser Stelle meines aufrichtigsten Dankes versichern.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [32](#)

Autor(en)/Author(s): Buddenbrock Wolfgang Freiherr von Hetttersdorf

Artikel/Article: [Über die Funktion der Statozysten im Sande grabender Meerestiere \(Arenicola und Synapta\). 564-585](#)