

Über die Bewegungen der Seesterne.

Eine vergleichend physiologisch-psychologische Untersuchung.

Von

W. Preyer,

o. Professor der Physiologie a. d. Universität Jena.

Erste Hälfte.

Mit 27 Holzschnitten.

Zweck der Untersuchung.

Nachdem die Beobachtung des physiologischen Verhaltens der Embryonen höherer Thiere und nicht wenige darauf gerichtete Versuche mich zu der Überzeugung geführt hatten, dass eine Anzahl von Bewegungen derselben angeboren, altererbt und vom größten psychogenetischen Interesse ist, entstand der Wunsch, ähnliche Beobachtungen und Versuche an Thieren anzustellen, die, durch eine relativ weniger verwickelte Organisation in physiologischer Hinsicht den Embryonen nahestehend, über die Genesis mancher Functionen besseren Aufschluss geben könnten, als die allzusehr bevorzugten gewöhnlichen Versuchsthiere.

Ein solches Object musste fast täglich frisch zu erhalten, der beabsichtigten operativen Eingriffe wegen nicht klein, und von einer gewissen Lebensfähigkeit sein. Auch durfte es nicht festsitzen und musste den verschiedensten Reizen unmittelbar zugänglich gemacht werden können, außerdem aber phylogenetisch sehr alt sein.

Allen diesen Bedingungen entsprechen in vorzüglicher Weise die Seesterne (*Asteriadae*), Schlangensterne (*Ophiuridae*) und Haarsterne (*Crinoidea*). Ich habe daher an diesen experimentirt,

und zwar von Ende December 1885 bis Mitte April 1886 in der Zoologischen Station zu Neapel, wo noch manche der in vergleichend physiologischer und psychogenetischer Hinsicht wichtigen Fragen über die Ursachen thierischer Bewegungen werden ihrer Lösung näher gebracht werden. Überhaupt ist die Zoologische Station in Neapel einer der wichtigsten Factoren für die Förderung der vergleichenden Physiologie, d. h. der Grundlage aller Physiologie, geworden, und es ist zu bedauern, dass gerade diese Forschungsbahn von Deutschen Forschern bisher wenig betreten wird, während die Morphologen in Neapel in wachsender Zahl eine Original-Untersuchung an die andere reihen.

Obgleich zu der erwähnten Zeit die physiologische Abtheilung der Station noch nicht eingerichtet war, ist der Begründer und Leiter derselben, Professor ANTON DOHRN, nebst seinen Assistenten meinen Wünschen in dankenswerthester Weise nach jeder Richtung entgegengekommen. Lange Zeit der einzige Physiologe unter lauter Morphologen habe ich freilich mit den einfachsten Mitteln operirt, aber an dem günstigsten Platze, an dem schönsten und reichsten Material der Welt, welches mir stets im frischesten Zustande überreichlich zufloss und zum größten Theile der Physiologie gegenüber den Reiz der Neuheit besaß.

Das Untersuchungsmaterial.

Der Formenreichthum der im Golfe von Neapel vorkommenden Seesterne und Schlangensterne erschwert nicht wenig die richtige zoologische Benennung der einzelnen Arten. Es giebt außerdem kaum eine Thiergruppe, deren Nomenclatur verworrener wäre, als die der Asteriden und Ophiuriden. Glücklicherweise ist aber vor mehreren Jahren von H. LUDWIG ein Verzeichnis der Seesterne des Mittelmeeres zusammengestellt worden, welches auch die Namen fast jeder der mir zur Verfügung gestellten Arten nebst Quellenangabe, Fundort und Fundtiefe enthält (»Die Echinodermen des Mittelmeeres«. Mittheilungen der Zoologischen Station zu Neapel 1879. 1. Bd. p. 523—580).

Ich habe die Nomenclatur dieses Verzeichnisses durchweg beibehalten und mich auf LUDWIG's Synonymik verlassen, verdanke aber die Kenntnis der richtigen Benennungen der zuvorkommenden Freundlichkeit des Conservators der Zoologischen Station, CAV. SALVATORE LOBIANCO, welchem die Identificirung der einzelnen Species mit erstaunlicher Sicherheit gelingt. Ich bin ihm für die Bereitwilligkeit, mit der er jederzeit meine zoologischen Zweifel beseitigte und die physio-

logisch bevorzugten Exemplare zu beschaffen wusste, zu besonderem Danke verpflichtet.

Die von mir verwendeten Arten sind die folgenden. (Die Fundtiefen wurden nach H. LUDWIG's Angaben beigelegt.)

1) *Asterias glacialis* [O. F. Müller], *A. spinosus*, *echinophora*, *angulosa* Anderer, welche früher gewöhnlich *Asteracanthion glacialis* [Joh. Müller u. Troschel], auch *Stellonia glacialis* [Nardo, Forbes] und *Uraster glacialis* [Forbes] genannt worden ist. Sie findet sich im Golf von Neapel sehr häufig (in 0 bis 66 Faden) und erreicht oft einen Durchmesser von mehr als 30 cm. Die Anzahl der Radien beträgt in der Regel 5. Nur einmal erhielt ich ein großes Exemplar mit 6 Radien, welches ich noch besitze. Man erkennt deutlich, dass der sechste Radius mit dem fünften einen Ursprung hat, diese beiden also den anderen nicht gleichwerthig sind.

2) *Asterias tenuispina* [Lamarck], auch *Asterias Savaresii* [Lamarck], *Asteracanthion tenuispinus* [Müll. u. Tr.], *Echinaster Doriae*, *E. tribulus* [Filippi], ebenfalls sehr häufig; hat meistens 7, oft 4, 5, 6 oder 8 Radien, bisweilen auch 9 oder nur 2. Ist die Anzahl groß, dann findet man 3 oder 4 kleiner, als die anderen; sie sind in der Regeneration begriffen. Bei geringer Anzahl der Radien lassen sich gewöhnlich noch die Bruchstellen der abgelösten erkennen. Bei Individuen mit 5 oder 6 Radien können diese gleich lang sein. Der Durchmesser beträgt gewöhnlich weniger als 12 cm, die Fundtiefe bei Neapel 0 bis 2 Faden.

3) *Astropecten aurantiacus* [Gray], *A. stellatus*, *crenaster*, *perarmatus* Anderer, *Asterias aranciaca* [Linné], *aurantiaca* [Tiedemann]. In 10 bis 100 Faden Tiefe häufig. Wird sehr groß, bis über 40 cm im Durchmesser. Fünfstrahlig.

4) *Astropecten bispinosus* [Müll. u. Tr.], auch *A. echinatus minor*, *myosurus*, *Asterias bispinosa*, *Stellaria bispinosa*. Diese Art ist

5) *Astropecten platyacanthus* [Müll. u. Tr.] sehr ähnlich, aber von

6) *Astropecten pentacanthus* [Müll. u. Tr.], d. i. *Asterias pentacantha* [Delle Chiaje] oder *aurantiaca* [Johnston] leicht zu unterscheiden, da letztere in der Regel oben rosagelblich oder röthlichgrau, *A. bispinosus* dagegen olivengrünbraun gefärbt ist. Diese hat zwei Reihen Stacheln am Rande jedes Armes, aber keine Plättchen, welche bei *A. pentacanthus* die Radien beiderseits oben in regelmäßiger Reihe seitlich begrenzen. Alle drei Arten sah ich mit nie mehr als fünf Radien, und mit vier nur, wenn einer abgelöst worden war. Tiefe: 2 bis 35 Faden.

7) *Asterina gibbosa* [Forbes], auch *A. minuta*, *Asterias verruculata*, *pulchella*, *membranacea*; *Asteriscus verruculatus* [M. u. Tr.], ci-

liatus, pulchellus, gibbosus, verruculosus. Gegen 6 cm im Durchmesser haltend und in viel kleineren Exemplaren häufig. Stets mit fünf Ambulacralfurchen. Tiefe: 0 bis 35 Faden.

8) *Asterina Panceri* [Gasco] in Exemplaren von nur 1 bis 2 cm Durchmesser; oben roth mit weißen Flecken; fünf Ambulacralfurchen; nicht häufig. Fehlt in H. LUDWIG'S Verzeichnis, wo *Asteriscus Pancerii* [Gasco] = *Asterina gibbosa* [Forbes].

9) *Palmipes membranaceus* [L. Agassiz], auch *P. placenta* [Norman], *Asteriscus palmipes* [Müll. u. Tr.], *Anseropoda membranacea* [Nardo], *Asterias placenta, membranacea, cartilaginea*. Nicht selten. Durchmesser bis 12 cm. Fünf Ambulacralfurchen. Dorsalseite roth, Ventralseite weiß. Die erstere wird jedoch an getrockneten Exemplaren im Lichte ebenfalls weiß. Tiefe: 20 bis 100 Faden.

10) *Luidia ciliaris* [Gray], auch *fragilissima, Savignyi* und *Asterias Imperati s. ciliaris*. Von allen Asteriden die größte, bis zu einem halben Meter im Durchmesser. Häufig. Zu physiologischen Versuchen wegen der großen Beweglichkeit und Länge der Ambulacralfüßchen besonders geeignet. Farbe oben gelb, orange, braun, wechselnd; unten weiß oder gelblich. Anzahl der Radien meistens sieben. Fundtiefe: 2 bis 80 Faden.

11) *Chaetaster longipes* [Müll. u. Tr.], auch *Asterias longipes* [Retzius], *A. tubulata* [Lamarek], orangegelb, an der Luft im Lichte getrocknet violett, wird über 20 cm im Durchmesser groß. Nicht selten. Fünfstrahlig. In 100 Faden Tiefe.

12) *Echinaster sepositus* [Müll. u. Tr.], auch *Asterias seposita, sanguinolenta, rubeus* [Delle Chiaje], *Rhopia mediterranea, seposita, cribrella seposita*, hochroth mit rothen Ambulacralfüßchen, dorsal runzelig. Häufig; 15 bis 20 cm im Durchmesser. Radienzahl: 5. Fundtiefe: 10 bis 35 Faden.

13) *Ophioderma longicauda* [Müll. u. Tr.], *O. lacertosa* [Forbes], *Asterias longicauda* [Retzius], *Ophiura lacertosa* [Lamarek], *Ophiura laevis* [Lyman]. Sehr häufig; 12 bis 20 cm im Durchmesser; fünfstrahlig. Fundtiefe: 2 bis 40 Faden.

14) *Ophioglypha lacertosa* [Lyman], *O. texturata* [Möbius], *ciliata*; *Ophiura lacertosa* [Rathke], *texturata* [Sars], *ciliata* [Sars], *aurora, bracheata, cordifera*; *Asterias ophiura, lacertosa, ciliata, cordifera*; *Ophiolepis ciliata*. Sehr häufig; etwas kleiner als die vorige Art; fünfstrahlig. Fundtiefe: 5 bis 50 Faden.

15) *Ophiomyxa pentagona* [Müll. u. Tr.], *O. lubrica, Ophiura pentagona, rufa* [Delle Chiaje]. Nicht selten, die Radien können über

14 cm lang werden; fünfstrahlig. Das Thier ist vom größten physiologisch-psychologischen Interesse.

16) *Ophiothrix fragilis* [Düben u. Koren], *O. Rammelsbergii*, *Asterias fragilis*. Fünfstrahlig, häufig, 5 bis 10 cm im Durchmesser. Fundtiefe: 0 bis 52 Faden.

17) *Ophiactis virens* [Lütken], auch *Amphiura virens* [Sars], *Ophiolepis Ballii* [Müll. u. Tr.]. Häufig; meistens sechsstrahlig mit gestreiften, ungleich langen und ungleich dicken Radien, da gewöhnlich ein Theil in der Regeneration begriffen ist. Nicht mehr als 2 cm im Durchmesser. Der rothe Farbstoff giebt, wie FÖTTINGER (VAN BENEDEN'S Archives de Biologie 1. Bd.) fand, mikrospectroskopisch zwei Absorptionsstreifen, welche denen des Sauerstoffhämoglobins gleichen. Ich habe dieses Spectrum am lebenden Objecte ebenfalls gesehen, konnte die beiden Streifen von denen des Wirbelthierblutes nicht unterscheiden und sah sogar den Rand der rothen Massen im Inneren der POLI'schen Blasen und einiger Ambulacralfüßchen grün, wie beim Hämoglobin. Aber es ist mir, trotz sehr oft wiederholter Versuche, nicht geglückt, aus den sogleich an der Luft oder nach dem Waschen mit destillirtem Wasser getrockneten Thierchen Häminkristalle darzustellen, während ich aus dem rothen Saft der im Indischen und Mittelländischen Meere nicht seltenen Bivalve *Cardita sulcata* [Brugnière], welcher, wie ich fand, ebenfalls das Sauerstoffhämoglobinspectrum zeigt, mit demselben Eisessig reichlich große Häminkristalle gewann. Es ist also gar nicht festgestellt, ob bei Echinodermen überhaupt Hämoglobin vorkommt. Die Identität des Spectrum — wenn sie durch Messung dargethan wäre — würde zur Nachweise nicht ausreichen, da auch die Lösungen des Turacin (vgl. PREYER, Die Blutkrystalle, Jena 1871, p. 263) und des Helicorubin (KRUKENBERG, Vergleichend-physiolog. Studien 2. Reihe 2. Abth. Heidelberg 1882, p. 66, 67) ähnliche Streifen geben. Die von KRUKENBERG ausgesprochene Vermuthung (ebenda 2. R. 1. Abth. p. 94), dass bei *Ophiactis virens* der rothe Farbstoff eben so wie bei *Cucumaria Planci* Helicorubin sein könne, ist jedenfalls berechtigt, eine respiratorische Bedeutung des in sehr unregelmäßiger Weise in Klumpen im Wassergefäßsystem vertheilten, an der Luft sich bräunenden *Ophiactis*-Pigmentes nicht wahrscheinlich.

18) *Amphiura Chiajei* [Forbes], *A. florifera*, *Ophiolepis florifera* [Müll. u. Tr.], *O. Sundevalli*, *Asterias filiformis* [Delle Chiaje]. Nicht selten; bis 10 cm im Durchmesser von der Spitze eines der dünnen langen Arme zu der des gegenüber liegenden; fünfstrahlig; Tiefe: 0 bis 120 Faden. Die rosa Farbe dieses zierlichen Thierchens veranlasste

mich auch hier die Darstellung von Häminkrystallen zu versuchen. Der Erfolg war stets negativ. Das Spectrum des Hämoglobins wurde nicht erhalten. Die Stacheln des lebenden Thieres sind doppelflichtbrechend, da sie zwischen gekreuzten Nicols stark leuchten.

19) *Astropecten subinermis* [Müll. u. Tr.] oder *Asterias subinermis* [Philippi]. Selten. Etwa 15 cm im Durchmesser; oben rosa. Fünfstrahlig. Fundtiefe: 100 Faden.

20) *Ophidiaster attenuatus* [Gray], oben hochroth, Ambulacralfüßchen gelb; nicht häufig; fünfstrahlig; bis 24 cm im Durchmesser. Die dorsalen Grübchen liegen symmetrisch in Reihen.

21) *Ophidiaster ophidianus* [L. Ag.], oben ebenfalls roth, aber mit einem purpurnen Ton; Ambulacralfüßchen gelb; wird sehr groß, bis 35 cm im Durchmesser; hat 5 walzenförmige Radien. H. LUDWIG unterscheidet nicht diese Art von der vorigen, obgleich letztere viel schlanker ist, eine andere Farbe, andere Ambulakren und einen kleineren Rumpf hat. Auch das physiologische Verhalten ist verschieden, denn *O. ophidianus* bewegt sich sehr träge und löst seine walzenförmigen Radien leicht ab, was für *O. attenuatus* nicht gilt. Dieser wirft seinen Magen dagegen leichter aus. Ich theile die Ansicht von LOBIANCO, dass es sich um zwei verschiedene Arten handelt. Fundtiefe: 5 bis 10 Faden.

Die übrigen im Golfe von Neapel gefischten Asteriden und Ophiuriden sind von seltenerem Vorkommen daselbst und deshalb zu meinen physiologischen Versuchen nicht geeignet, nämlich: *Ophidiaster Lessonae*; *Pentagonaster placenta*; *Asteropsis Capreensis*; *Astropecten squamatus*; *Ophioconis brevispina*; *Ophioglypha albida*; *Ophiacantha setosa*; *Ophiacantha scabra*; *Amphiura squamata*; *Ophioconida brachiata*; *Ophiopsila aranea*; *Ophiopsila annulosa*; *Ophiothrix alopecurus*; *Ophiothrix Lusitanica*; *Ophiothrix echinata*; *Ophiothrix quinque-maculata*; *Astrophyton arborescens*.

Diese Arten habe ich lebend nicht beobachtet. Hingegen war es von Interesse eine im Mittelmeer sehr häufige Crinoide, den zehnstrahligen Haarstern *Antedon rosacea* [Norman], gewöhnlich *Comatula mediterranea* genannt, mit den obigen Asteriden und Ophiuren zu vergleichen.

Schließlich ist noch bezüglich des von früheren Beobachtern verwendeten Materials zu bemerken, dass FRIEDRICH TIEDEMANN, welcher sehr gute physiologische Experimente an Seesternen ausführte, im Jahre 1811 am Adriatischen Meere *Astropecten aurantiacus*, den »pomeranzfarbenen Seestern (*Asterias aurantiaca* L.)« benutzte (»Beobachtungen über das Nervensystem und die sensiblen Erscheinungen der

Seesterne« Deutsches Archiv für die Physiologie, herausgeg. v. J. F. MECKEL. 1815. I. p. 161—175), den ich übrigens am Golf von Neapel sehr wenig pomeranzenfarbig fand. Die Dorsalseite ist vielmehr roth und grün marmorirt, jedoch in der Farbe wechselnd. Außerdem verwendete TIEDEMANN noch eine *Astropecten*-Art, eine von ihm *Asterias rubens* genannte Species, welche wahrscheinlich *Echinaster sepositus* ist, und einen von ihm als »*Asterias equestris*« bezeichneten Seestern.

VULPIAN, welcher zuerst im Jahre 1859 methodisch Durchschneidungsversuche an Asteriden vornahm (*Comptes rendus des séances de la société de biologie*, Oct. 1861 3. Reihe 3. Bd. p. 189—196. Paris 1862) scheint nur an einer Art, *Asteracanthion rubens* [Müll. u. Tr.], experimentirt zu haben, die er ebenfalls *Asterias rubens* L. nennt und als *astérie vulgaire ou rougeâtre des bords de la Manche* bezeichnet, ohne Zweifel der *Uraster rubens* der Engländer.

F. KRUKENBERG (»Beiträge zu einer Nervenphysiologie der Echinodermen« in des Verf. »Vergl.-physiol. Studien« 2. Reihe 1. Abth. p. 76—82. Heidelberg 1881) verwendete in Triest: 1) *Asterias glacialis* (= *Asteracanthion*), 2) *Astropecten aurantiacus*, 3) *A. pentacanthus*, 4) *A. bispinosus*, 5) *Ophioderma longicauda*, 6) *Antedon rosacea* = *Comatula mediterranea*. Seine Versuche konnten also leicht in Neapel wiederholt werden.

Die von ROMANES und EWART (*Observations on the locomotor system of Echinodermata. Philosoph. Transact. of the Roy. Soc. London Part III.* 1881. p. 832—833, 836—842, 848—849, 854—859, 871—873) an der Schottischen Küste physiologisch untersuchten Arten scheinen außer *Astropecten aurantiacus* im Golf von Neapel nicht vorzukommen, nämlich der Nordische *Asteracanthion rubens* [Müller u. Troschel], auch *Uraster rubens* s. *Asterias rubens* genannt, d. i. *the common star-fish* der Engländer und die *astérie vulgaire* VULPIAN's, ferner *Solaster papposus* [Forbes] s. *Asterias papposa* [Retzius], d. i. *the sun-star* der Engländer. Diese habe ich bis jetzt lebend nicht näher beobachtet. Die *brittle-stars* und *sand-stars* hingegen sind Ophiuren, d. h. *Ophioglypha*-, *Ophiothrix*- und *Ophioderma*-Arten, im Habitus denen des Mittelmeeres ähnlich.

Eine von denselben Autoren früher (in den *Proceedings of the Royal Society*. London. Nr. 212. 1881) veröffentlichte kurze Mittheilung ist nur ein Auszug aus der letztgenannten, mehr den Echiniden als Asteriden gewidmeten Abhandlung. Eine später erschienene von ROMANES (*Journal of the Linnean Society*. Zool. XVII. London 1884. p. 131—137) behandelt die Frage, ob Seesterne einen Geruchsinn haben. Die zu den betreffenden Beobachtungen verwendeten Arten sind nicht

angegeben. Vermuthlich handelt es sich um *Uraster rubens*, den *common star-fish*.

Es ist dringend zu wünschen, dass bei physiologischen Arbeiten an pelagischen Thieren so genau wie möglich angegeben werde, welche Arten zu den Versuchen dienten, weil es hier noch weniger, als bei höher differenzirten Thieren statthaft ist, von dem Verhalten einer Art auf das einer anderen oder gar einer ganzen Classe zu schließen und die Controle vieler Angaben durch Nachuntersuchungen ungemein erschwert wird, im Falle das Untersuchungsobject ungenau bezeichnet ist. Auch in der Notiz von STEINER über die Wirkung des Curare auf Seesterne (Archiv für Anatomie, Physiologie u. wissenschaftliche Medicin, Jahrgang 1875. p. 172—174) fehlt die Speciesangabe.

Ich hoffe in dieser Hinsicht nichts versäumt zu haben, habe mich bei jeder einzelnen Beobachtung von der Richtigkeit der zoologischen Benennung überzeugt und mich gehütet ohne genügende Prüfung verschiedener Arten das für eine Gültige zu verallgemeinern. Überall wo ich nur den Genusnamen anführe (z. B. *Asterias*, *Astropecten*, *Ophiaster*) gilt die Beobachtung für alle darunter fallende Species des obigen Verzeichnisses, und wo nur eine Species mir vorlag (*Chaetaster*, *Echinaster*, *Luidia*, *Ophioderma*, *Ophioglypha*, *Ophiothrix*, *Ophiomyxa*, *Palmipes*) bezeichnet der Genusname im Texte nur diese.

Die Bewegungen der Ambulacralfüßchen.

Die Saugfühler, Ambulacralfüßchen, Saugfüßchen oder Pedicellen der Asteriden sind polydynamie Gebilde eigenthümlicher Art. Ihre Beweglichkeit und Empfindlichkeit, ihre große Anzahl, ihre Saugfunction, ihre locomotorische und respiratorische Bedeutung verleihen ihnen ein hervorragendes physiologisches Interesse. Vor Allem ist es ihre mit einer Turgescenz verbundene geradlinige Extension oder Erection einerseits, ihre mit einer erheblichen Verkürzung und Krümmung verknüpfte Retraction oder Einziehung andererseits, welche auffällt. Dieses oft sehr lebhaftes Wechselspiel der Pedicellen ist bis jetzt in ätiologischer Hinsicht nicht erklärt. Ich habe daher eine große Anzahl von Versuchen ausgeführt, um zu ermitteln, unter welchen Umständen die Retraction der hervorgestreckten Pedicellen und die darauffolgende Erection derselben eintritt.

Zu diesen Beobachtungen dienten nur die Seesterne im engeren Sinne, die Asteriden, da die Ambulacralfüßchen der Ophiuren bereits verkümmert sind. Bei ihnen wird durch die größere Beweglichkeit der

ganzen Radien dieser Ausfall in locomotorischer Hinsicht compensirt. Übrigens sind bei *Ophioderma*, *Ophioglypha* und *Ophiomyxa* die kurzen und nicht mit Saugplättchen versehenen Pedicellen ungemein beweglich, wie auch ROMANES für die Nordischen Ophiuren bemerkte, obwohl sie für die Locomotion nicht verwendbar erscheinen. Sie sind hier wahrscheinlich Sinnesorgane ohne locomotorische Function. Denn dass die Extension und Retraction noch so zu Stande kommt, wie bei *Astropecten*, kann für das Betasten der Nahrung und des Bodens nur günstig sein.

Der Mechanismus dieses Vorganges wurde schon i. J. 1811 von FRIEDRICH TIEDEMANN erkannt, welcher an großen Exemplaren des *Astropecten aurantiacus* darüber entscheidende Versuche anstellte. Er fand, dass Berührung des extendirten Saugfüßchens eine Entleerung seiner Höhlung durch Contraction der Muskelfasern seiner Wandung, und dadurch Collaps zur Folge hat und die Ampullen füllt, wogegen Reizung der Ampullen mittels scharfer Instrumente oder mit Weingeist eine Entleerung dieser (stets mit den von TIEDEMANN entdeckten Wassergefäßen zusammenhängenden) »Bläschen« in das Saugfüßchen hinein bewirkt. Dabei ist beachtenswerth, dass nach HAMANN (Ztschr. f. wiss. Zool. 39. Bd. 1883 »Beiträge zur Histologie der Echinodermen«, 1. Mitth. p. 178) am distalen Ende des Ambulacralfüßchens das Bindegewebe, dagegen am basalen das Muskelgewebe stärker entwickelt ist. Dadurch wird einer Verkürzung des freien Endes entgegengewirkt. »So wird selbst bei der Bewegung das distale Ende ungestört seine Function als Sinnesorgan vollziehen können, was, wenn es in gleicher Weise wie der basale Theil contrahirt würde, nicht der Fall sein könnte. So ist hier das Füßchen in äußerst zweckmäßiger Weise angepasst zwei Functionen, denen der Bewegung und der Sinnesperception.« Diese Einrichtung fand HAMANN bei *Astropecten*.

Für mich handelte es sich nun darum, zu finden, unter welchen Umständen jener Mechanismus beim ruhenden Thiere sein Spiel beginnt und beim thätigen einstellt.

Bei allen Asteriden sind, auch wenn sie nicht den Ort wechseln, fast immer einige von den Füßchen oder Tentakeln in Bewegung, welche man am besten bei *Luidia* mit ihren 2 bis 3 cm langen, bei maximaler Extension der größten Exemplare sogar über 3 cm langen Pedicellen beobachten kann. Man sieht jedoch dieselben wurmförmigen Schängelungen, Umbiegungen, Windungen, Drehungen, dann wieder das Geradestrecken auch bei großen *Astropecten*- und *Asterias glacialis*-Exemplaren mit völliger Ruhe schnell abwechseln. Das Her-

vorstrecken der Füßchen scheint mit größerer Geschwindigkeit vor sich zu gehen, als die Retraction, so lange das Thier noch ganz frisch und normal ist. Jedoch ist der Beginn der Retraction ebenfalls von sehr schnellem Verlauf. Auf das plötzliche laterale Zusammenfallen folgt in der Regel eine nachträgliche langsame Einziehung. Denn wenn die Füßchen collabirt sind, sind sie noch nicht retrahirt. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um eine doppelte Musculatur, indem zuerst circuläre Muskelfasern durch ihre Contraction die Pedicelle — nach dem Wassergefäß hin — entleeren und dann longitudinale Fasern an der Basis die Retraction bewirken oder wenigstens vervollständigen. Wie TIEDEMANN, der schon die beiden Muskelfasergattungen unterschied, richtig bemerkte, fallen die collabirenden Füßchen seitlich um auf den Rand der Ambulacralfurche, während die Erection derselben mehr median geschieht in einem spitzen Winkel zur Radialachse. Man kann sich deshalb auch vorstellen, dass bei einer diastolischen Erweiterung der Ampulle, nach einer starken Contraction, das Wasser, ohne Contraction der Muskelfasern im Saugfüßchen, aus dessen Lumen in die Ampulle abfließt und dadurch der Collaps des Füßchens ohne Retraction eintritt, was ich namentlich bei *Luidia* oft sah. Auf diesen Collaps kann dann, nach einer Pause oder sofort, die Retraction durch Zusammenziehung der Längsmuskelfasern folgen oder eine neue Erection durch systolische Entleerung der Ampulle, letzteres sogar möglicherweise bei gleichzeitiger Zusammenziehung circulärer Muskelfasern im Saugfüßchen; denn dieses erfährt, wenigstens bei *Luidia*, manchmal unter bedeutender Streckung bei freier Bewegung im Wasser, also ohne Dehnung, eine enorme Abnahme seines Dickendurchmessers.

Um alle diese Bewegungen bequem beobachten zu können, ohne die Thiere anzufassen oder aus ihrer natürlichen Lage zu bringen, benutzte ich, wo es anging, solche, die einen Radius, auch wohl 2 oder 3 Radien dicht unter der Oberfläche des Wassers horizontal mit der Ventralseite nach oben ausgestreckt hatten, während sie sich mit dem Rumpf und den anderen Radien vertical an die Glaswand des Behälters anhefteten. Alle Füßchen kommen dabei dicht unter den Wasserspiegel zu liegen, ragen auch wohl z. Th. vorübergehend in die Luft hinein. So konnte ich namentlich bei *Ast. glacialis*, *A. tenuispina*, *Luidia*, *Chaetaster* und *Echinaster* ohne irgend welche Eingriffe das natürliche Spiel der Ambulacralfüßchen lange Zeit beobachten und Reizversuche anstellen.

Retraction nach mechanischer Reizung.

Die fundamentale Erscheinung ist die schon von TIEDEMANN erwähnte Retraction der Saugfüßchen nach leiser Berührung. Alle Asteriden zeigen diese Bewegung so regelmäßig im frischen Zustande, dass man, wo sie ausbleibt oder verzögert ist, mit Sicherheit auf einen abnormen Zustand, auf Absterben, Erschöpfung, Vergiftung, Verletzung schließen muss. Gleichviel ob die Füßchen ruhig oder in Bewegung begriffen, ob sie maximal oder unvollständig oder gar nicht erigirt sind, eine Berührung mit dem Finger, mit einem Draht, Glasstab, Holz- oder Elfenbeinstäbchen, bewirkt allemal im Normalzustande eine deutliche schnelle Retraction und bei *Asterias*, *Echinaster*, *Ophidiaster*, nach vollständiger Einziehung der Füßchen, Verengerung und Verschluss der Ambulacralfurche, zumal beim wiederholten sanften Hinfahren über die Saugplättchen der in Reihen geordneten bereits zum Theil retrahirten Pedicellen.

Ich fand nun, dass die Berührung der Dorsalseite eines Radius, das schnelle und sanfte Streichen über das Integument hin, besonders bei der zu diesen Beobachtungen vorzüglich geeigneten frischgefangenen *Luidia*, mit einem Drahte unter Wasser, ebenfalls die Zurückziehung der Füßchen gerade unterhalb der gereizten Stellen, wenigstens auf Augenblicke, zur Folge hat, nur nicht ganz so schnell wie die directe ventrale Berührung. Es existirt also eine sehr große Empfindlichkeit für mechanische Reize an allen Punkten der Ambulacralfurchen und des freien dorsalen Integumentes. Die Geschwindigkeit der Retraction ist bei den einzelnen Arten verschieden, bei *Asterias glacialis* nach dorsaler Berührung viel geringer als nach ventraler Berührung, bei *Luidia* beidesfalls größer, und bei *Echinaster* tritt nach schwacher mechanischer Reizung, wie bei *Ophidiaster attenuatus*, sehr leicht Verschluss der Ambulacralfurche ein, bei *Astropecten* erst nach stärkerer.

Bei sämtlichen untersuchten Asteriden aber hat die Lage und Stellung keinen Einfluss auf die Retraction der Saugfüßchen. Alle zeigen in jeder Lage, also mit der Dorsal- oder Ventralseite unten auf dem Boden, oder an einem Faden schwebend mit dem Rücken nach unten oder nach oben gewendet, nach Berührung an irgend einem Punkte der Radien, dorsal oder ventral, die Retraction der Saugfüße, falls nur diese im Wasser frei beweglich sind, an der gereizten Stelle.

Aber auch bei den an der Wand unter Wasser vertical festsitzen den Asteriden, welche z. B. im Seewasserbehälter an dem verticalen Glase emporgeklettert sind, bewirkt eine leise Berührung einiger Saug-

füßchen eine Einziehung an der Reizstelle, ohne dass deshalb das Thier seinen Platz verließ. Es streckt auch die retrahirten Pedicellen bald wieder an die Wand hervor. Berührte ich dann mit einem Glasstabe streichend nur den Rücken eines anderen Strahles, so fand eine Retraction der Füßchen darunter statt, welche sofort die Saugplättchen von dem Glase entfernten. Durch fortgesetzte Berührung vieler Punkte des Rückens oder vieler Pedicellen gelingt es leicht in dieser Weise bei *Luidia* alle Füßchen von der Glaswand zu lösen, so dass sie abfällt.

Nach Feststellung dieser im Normalzustande nie versagenden Retractilität der Saugfüßchen bei localer, ventraler oder dorsaler Berührung, untersuchte ich genauer, wie weit sich bei verschiedenen Arten die Reizwirkung über die Reizstelle hinaus ausdehnen kann und welcher Gesetzmäßigkeit diese Irradiation des Berührungsreizes und stärkerer mechanischer Insulte unterworfen sei.

Bei *Luidia* zeigte sich constant, dass die unsanfte wiederholte Berührung einer Stelle etwa in der Mitte einer Ambulacralfurche nicht allein an der Reizstelle selbst, sondern auch weiter hinauf nach dem Centrum zu, eine Retraction der Saugfüßchen bewirkt, welche ziemlich schnell auf die energischere Einziehung der unmittelbar getroffenen folgt. Erstreckt sich die unsanfte Berührung auf die ganze proximale Ambulacralfurche, dann ziehen sich meistens alle Pedicellen um das Centrum herum, an der Basis aller sieben Arme, zurück, nicht aber weiter hinauf in den anderen Armen; in der Mitte derselben und an ihrer Peripherie bleiben die Tentakel in lebhafter Bewegung. Für *Asterias glacialis* gilt nicht dasselbe, sofern nach einmaligem kräftigen Streichen einer offenen Ambulacralfurche mit einem Stäbchen zwar ebenfalls in ihr, und unmittelbar darauf um die Mundöffnung herum, dann aber auch weit hinauf in sämtlichen anderen Radien eine Retraction der Saugfüßchen regelmäßig eintritt. Ist die erste Berührung der Mitte einer Ambulacralfurche sehr leise, so ziehen sich allerdings nur da die Saugfüßchen zurück und nur da verengt sich oder verschließt sich — bei etwas stärkerer Reizung — die Rinne. Hierauf tritt aber, dicht an der Reizstelle, centrifugal und centripetal, eine weitere Retraction vieler Füßchen ein. Berührt man dann distal von der geschlossenen Stelle, so pflanzt sich die Reizwirkung nur centrifugal fort, dagegen bei Berührung der proximalen Grenze nur centripetal, so lange der vorher erzielte vollständige Verschluss der Furche anhält, in diesem Falle aber nicht allein bis an und um das Centrum, sondern auch bis weit über die Basis der anderen Radien hinaus rechts und links, nur nicht bis an ihre äußersten Spitzen. Nach

der Ablösung von einem Radius, von zwei und von drei Radien bleibt diese Irradiation von einem gereizten Ambulacralcanal auf den Rest bestehen, so lange der centrale Theil, der Rumpf des Thieres, unverseht ist, mag er sich im Übrigen in natürlicher Stellung (und zum Theil am Boden sich festheftend) oder in der Rückenlage befinden.

Da sich bei diesen Asteriden, wie auch bei *Asterias tenuispina*, *Ophidiaster*, *Echinaster*, die zuerst centripetale, dann, nach Einziehung der nächstgelegenen centralen Pedicellen, centrifugale Reiz-Irradiation mit den Augen verfolgen lässt, so konnte ich auch bestimmen, welche Radien zuerst, welche zuletzt, nach einmaliger genügend starker Berührung einer Ambulacralfurche, die Retraction ihrer Saugfüßchen zeigen.

Es stellte sich hierbei als allgemein gültig für alle fünfstrahligen Asteriden heraus, dass nach Retraction der Füßchen des unmittelbar

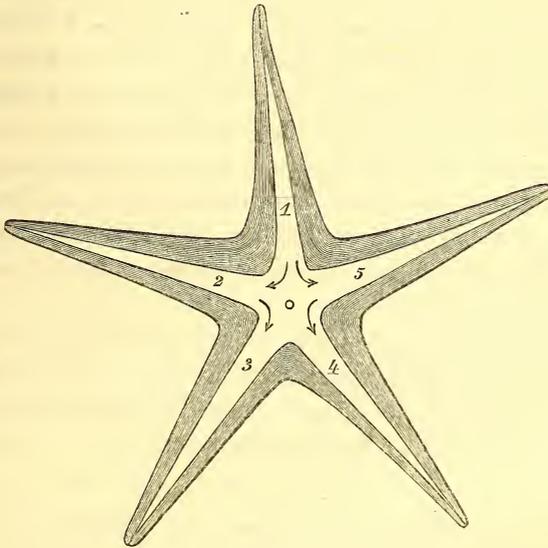


Fig. 1.

gereizten Radius zuerst fast gleichzeitig die centralen Füßchen der beiden Nachbar-Radien, zuletzt (meistens ebenfalls fast gleichzeitig) die der entfernteren Strahlen retrahirt werden. Heißt also (Fig. 1) der berührte Radius 1 und folgen der Reihe nach links oder rechts herum die Radien 2, 3, 4, 5 auf einander, so ist die Reihenfolge der Einziehung allemal zuerst 1, sodann 2 und 5, schließlich 3 und 4.

Diese von mir sehr oft bei *Asterias glacialis*, auch oft bei *Ophidiaster attenuatus*, beobachtete Reihenfolge findet sich gerade so wieder bei den Seesternen mit verbundenen Strahlen, z. B. *Asterina gibbosa*. Legt man diese im Wasser um und berührt man (Fig. 2) nur die Ambulacralfurche 1 einmal und nicht bis zum Centrum streichend, dann schließt

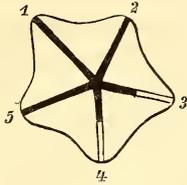


Fig. 2.

sich zuerst die Furche 1 bis zum Centrum, hierauf die Furche 2 und zugleich 5 sofort vollständig centrifugal bis nahe an die Peripherie, jedoch nicht so fest und nicht so anhaltend wie 1, zuletzt 3 und 4 unvollständig.

Die Irradiation des Reizes nach ventraler peripherer Reizung irgend einer Ambulacralfurche wird um so deutlicher, je näher die berührten Pedicellen dem Centrum liegen, bleibt dagegen leicht ganz aus bei schwacher mechanischer Reizung der äußersten Radienspitzen. In diesem Falle, wie überhaupt bei sehr leiser Berührung irgend welcher Ambulacralfüßchen, ist die Retraction eine locale. Es ließ sich hiernach erwarten, dass directe mechanische Reizung central gelegener Pedicellen eine sogleich in centrifugaler Richtung radiär fortschreitende Retraction von größerer Ausdehnung bewirken werde. In der That: wenn ich mit einer Nadel den Mundrand einer im Wasser umgewendeten, großen *Luidia* unsanft berühre, dann ziehen sich 2 bis 3 cm weit alle Füßchen des Rumpfes und der basalen Theile der 7 Strahlen schnell zurück. Nur die an den Radienenden bleiben in lebhafter Bewegung. Eben so bei *Asterias glacialis*.

Ist aber die Berührung einiger circum-oraler Saugfühler eine sehr leise, dann bleibt die Retraction localisirt. Die centro-ventrale mechanische Reizung kann ebenso eine circumscripte bleiben, wie die excentrische, falls nur der Reiz schwach genug ist.

Retraction nach chemischer Reizung.

Alle soeben beschriebenen Retractionserscheinungen treten auch nach chemischer Reizung ein. Die Einziehung der Ambulacralfüßchen von *Astropecten aurantiacus* nach Auftröpfeln von Alkohol sah bereits 1811 TIEDEMANN.

Eine locale Retraction der Füßchen beginnt bei Asteriden der verschiedensten Art schleunigst sowie nur ein Minimum einer Säure auf sie einwirkt oder etwas destillirtes oder Brunnenwasser gegen dieselben strömt oder auftröpft. Bei der Reizung mit Salzsäure, Salpetersäure,

Schwefelsäure oder Essigsäure verengt sich die Ambulacralfurche und verschließt sie sich, falls die Reizstärke zunimmt, wie bei mechanischen Insulten.

Die Gesetzmäßigkeit der Reiz-Irradiation ist auch genau dieselbe wie bei mechanischer Reizung (p. 38 ff.) für alle Asteriden, welche ich prüfte; namentlich zeigt sich bei *Astropecten*, *Ophidiaster*, *Echinaster* außer der sofortigen localen Wirkung nach der Application eines Tropfens Schwefelsäure in der Mitte einer Ambulacralfurche das centripetale und oft fast gleichzeitige centrifugale Fortschreiten der Reizwirkung, nämlich Einziehung der Füßchen, deutlich. Wirkt ein Tropfen Säure central auf die Saugfühler am Munde, dann ziehen sich alle nicht getroffenen in der Nähe, um den ganzen Mund herum und weit hinauf in allen Radien gleichfalls zurück, an den basalen Theilen schnell, an den peripheren langsam, an den äußersten oft gar nicht. Es ist für die mechanische und starke chemische Reizung der Pedicellen um den Mund herum bei allen Asteriden charakteristisch, dass die entferntesten Saugfühler an den Radienenden immer zuletzt und meistens unvollständig, oft gar nicht, eingezogen werden, bei großen wie bei kleinen Individuen. Ist der Reiz schwach, dann bleibt die Retraction auf das Centrum beschränkt. Dasselbe beobachtete ROMANES bei *Uraster*. Aber entgegen seiner Angabe, dass bei diesem, nach Anwendung eines Tropfens Säure oder anderer starker Reizung einer peripheren extendirten Füßchenreihe, die Retraction sich auf andere Radien nicht ausdehne, sehe ich regelmäßig bei *Asterias glacialis* schon nach Application eines Tropfens concentrirter Schwefelsäure in der Mitte eines Radius, ventral, eine Retraction aller Saugfüßchen aller anderen Radien, außer denen an den Spitzen der vier nicht gereizten, eintreten. Ferner finde ich constant, dass, wenn während der Retraction in einem Radius ein Tropfen Schwefelsäure auf die Sauger eines anderen gelangt, die Retraction der Sauger im ersteren beschleunigt und verstärkt wird, was übrigens auch für mechanische Reizung gilt.

Wie bei dieser zeigt sich auch nach localer Reizung des dorsalen Integumentes mit einem Tropfen Säure eine starke Retraction gerade unter der Reizstelle. Diese Retraction irradiirt aber nicht. Es tritt vielmehr bei Zunahme der Reizstärke eine Extension außerhalb des unter der Reizstelle befindlichen Bezirks ein, wovon weiter unten. Die Lage und Stellung des Thieres hat keinen Einfluss auf diese Reizwirkung.

Haftet eine *Asterias glacialis* fest an der verticalen Glaswand ihres Behälters im Seewasser, so genügt es, minimale Mengen einer Säure

von oben an der Glaswand herabfließen zu lassen, so dass an verschiedenen Stellen central und excentrisch die Rückenhaut getroffen wird, um schnell das Hinabfallen des ganzen Thieres durch die gehäuften localen Einziehungen herbeizuführen, wie bei directer ebensolcher Reizung der Saugfüßchen. Wie empfindlich die sensibeln Nerven der letzteren und des dorsalen Integumentes sein müssen, ersieht man daraus, dass die Säure mit dem Seewasser, durch welches sie erst hindurchfließen musste, vermischt, also außerordentlich verdünnt wurde, ehe sie zu wirken beginnen konnte. So groß ist die Empfindlichkeit für Berührungen schwerlich, sonst aber die Übereinstimmung der chemischen und mechanischen Reizversuche vollkommen bezüglich der Erstwirkung des Reizes. Mechanische Reize sind nur bei Weitem vorzuziehen, weil sie besser vertragen werden und keine dauernden Nachwirkungen zu hinterlassen brauchen, während durch Säuren eine schon an der Gas- (Kohlensäure-) Entwicklung kenntliche Zerstörung des Gerüstes herbeigeführt wird, wenn die Concentration derselben zunimmt. Von der starken chemischen Reizung erholen sich daher die Asteriden nur schwer. Es tritt nach derselben leicht eine Art Hystolyse, eine Verflüssigung der Gewebe ein, welche an den weißen Flecken der Reizstellen schon makroskopisch erkannt werden kann.

Wird jedoch allein die Wirkung einer nicht oft wiederholten Reizung mit einem einzigen sehr kleinen Tropfen Schwefelsäure betrachtet, so ergibt sich völlige Übereinstimmung mit dem mechanischen Reize, d. h. Berührung und Stoß, und die Thiere erholen sich.

Einige Einzelangaben mögen zur Erläuterung dienen.

Asterias tenuispina, *Asterias glacialis*, *Chaetaster longipes* an einem Punkte einer Ambulacralfurche, durch Fallenlassen eines Tropfens Schwefelsäure gereizt, ziehen die Saugfüßler an der Reizstelle schnell ein, dann die aufwärts von der letzteren und an der Basis des gereizten Radius, hierauf die am basalen Theile der beiden Nachbararme, also wie es in der Fig. 1 (p. 39) für mechanische Reize angegeben ist. Diese Irradiation der Reizwirkung lässt sich sehr deutlich mit dem Auge verfolgen, wenn der Reiz nicht allzu stark ist, in welchem Falle sie zu schnell verläuft. Bei mäßiger Concentration der Säure ist das Ergebnis constant und links herum wie rechts herum kein Unterschied wahrzunehmen, falls genau eine einzige Stelle der Ambulacralrinne gereizt wurde. Zu diesen Versuchen eignet sich vorzüglich die (p. 36 unten) beschriebene Stellung der Thiere, weil dann jede Berührung derselben seitens des Experimentators vermieden wird. Die Retraction

sieht man von oben und durch die Glaswand des Behälters hindurch vor sich gehen.

Wird einem großen im Wasser auf dem Rücken liegenden *Astropecten aurantiacus* in der Mitte einer Ambulacralrinne ein Tropfen concentrirter Schwefelsäure applicirt, dann werden sofort alle Füßchen aller fünf Radien, außer denen an den äußersten Spitzen, zurückgezogen. Bald darauf streckt er den größten Theil der Füßchen wieder hervor, jedoch nicht die an der Reizstelle, und nimmt seine natürliche Stellung wieder ein.

Wenn *Luidia* oder *Ophidiaster* in Brunnenwasser oder destillirtes Wasser getaucht wird, dann findet schleunigst eine allgemeine Einziehung aller Saugfühler der eingetauchten Theile statt. Desgleichen bleiben *Asterias glacialis* und *Palmipes* im Süßwasser ohne die Füßchen zu erigiren ruhig liegen, erholen sich aber — *Asterias glacialis* selbst nach 10 Minuten langem Aufenthalt in dem fremden Medium — nach der Rückversetzung in Seewasser auch nach dem Erlöschen der mechanischen Erregbarkeit der Tentakeln. Die Erholung dauert aber dann viele Stunden. Somit ist die mit Entziehung der Salze verbundene chemische Reizung und schließliche Wasserstarre zwar sehr eingreifend, aber nicht tödlich.

Von Giften, welche als chemische Reize äußerlich wirken können, ist namentlich, nach meinen Versuchen, das Nicotin für Seesterne jeder Art höchst wirksam. Denn die Retraction der Saugfühler tritt bei allen mit großer Geschwindigkeit ein schon im Seewasser, in dem einige Stückchen gewöhnlichen Cigarrentabaks bis zur Gelbfärbung desselben aufgeweicht worden waren. Je stärker die Färbung, um so eher hört die Retractilität auf. Nach einem Aufenthalte von nur wenigen Minuten darin in frisches fließendes Seewasser zurückgebracht, erholt sich *Asterias glacialis* nur schwer oder gar nicht, obwohl die Retractilität der Füßchen zum Theil wieder erscheinen und tagelang bleiben kann, ehe die weit überwiegende Anzahl derselben dauernd eingezogen bleibt. Ophiuren, z. B. *Ophiotrix* und *Ophioglypha*, sind ebenfalls gegen das wässerige Tabaksinfus sehr empfindlich, da sie darin schnell bewegungslos werden.

Auch Blausäure gehört zu den chemischen Reizmitteln, welche lange anhaltende Nachwirkungen herbeiführen. Denn wenige Tropfen einer etwa zwölfprocentigen Lösung derselben auf die Radienspitze von *Luidia* ventral dicht unter dem Wasserniveau geträufelt, macht die Tentakeln daselbst für mechanische Reize unempfindlich, ohne jedoch sonst die Bewegungen des ganzen Thieres zu stören.

Etwa 70 procentiger Alkohol hat beim Auftröpfeln auf die Ambulacralfüßchen von *Asterias* Einziehung derselben zur Folge, und zwar dauert diese Retraction um so länger, je länger die Einwirkung des Alkohols dauert. Doch erholen sich die alkoholisirten Seesterne leicht in frischem fließendem Seewasser, wobei sie zuerst die peripheren Tentakeln wieder hervorstrecken, wenn ein ganzer Radius in den Alkohol eingetaucht worden war.

Ähnlich wie Äthylalkohol wirkt Äthyläther auf Asteriden. Eintauchen einer Radienspitze, z. B. von *Asterias glacialis*, in Äthyläther hat zwar anhaltende Retraction der betroffenen Tentakeln zur Folge, stört aber sonst wenig die Bewegungen des Thieres, welches sich in frischem Seewasser vollständig in relativ kurzer Zeit erholt.

Die Wirkung des Chloroforms ist nachhaltiger. Nicht allein ziehen sich die Saugfühler von *Asterias glacialis*, nachdem sie mit Chloroform direct in Contact gekommen sind, ein, es genügen wenige Tropfen Chloroform in einem kleinen flachen Seewasserbehälter, in dem *Astropecten bispinosus* oder *Asterias glacialis* liegt, diese der Beweglichkeit zu berauben, obwohl sich bekanntlich nur sehr wenig Chloroform im Wasser auflöst. Die Erholung der chloroformirten Seesterne in fließendem Wasser tritt nach zwei Minuten langer Einwirkung schwerer ein, als die der ätherisirten, auch wenn sich die Saugfüßchen wieder zum Theil erigiren. Sie werden später zum Theil oft wieder dauernd retrahirt und alle bewegungslos, anderenfalls ist die Erholung nach mehreren Stunden oder in einer Nacht vollständig. Um local, central und peripher, einzelne Gruppen von Ambulacralfüßchen vorübergehend außer Thätigkeit zu setzen, ist daher das Chloroform in Substanz ein werthvolles physiologisches Hilfsmittel der Untersuchung, während die Anwendung von Chloroformwasser — so nenne ich destillirtes anhaltend mit Chloroform geschütteltes Wasser, welches von letzterem abgossen worden — zur Herbeiführung allgemeiner Ruhe der Seesterne sich gut eignet.

Retraction bei isolirten Radien nach mechanischer und chemischer Reizung.

Um nun zu ermitteln, ob die Einziehung der Saugfüßchen bei Seesternen nach mechanischer und chemischer Reizung auch ohne Mitwirkung des rings um den Mund verlaufenden nervösen Centralorgans zu Stande kommt, prüfte ich einzelne vom Centrum abgetrennte Radien in derselben Weise.

Schon TIEDEMANN hatte gefunden, dass die Saugfüßchen isolirter Strahlen von *Astropecten* noch viele Stunden nach der Trennung sich zusammenziehen, wenn sie mittels scharfer Instrumente oder durch Alkohol gereizt werden. Statt des letzteren kann man auch Säuren mit gleichem Erfolg anwenden, desgleichen Chloroform. Aber die einzelnen Arten verhalten sich ungleich bezüglich der Wirkung starker mechanischer und chemischer Reize auf die vom Centrum getrennten Ambulacralfüßchen.

Schon die oben erwähnte Thatsache, der zufolge die locale Verschießung der Furche (etwa in der Mitte eines Radius nach vorheriger starker mechanischer Reizung) die centripetale Ausdehnung der Retraction nach neuer Reizung am distalen Ende des Radius verhindert, erweckt die Vermuthung, dass eine Irradiation nicht nur durch Nervenleitung zum Centrum hin und zurück, sondern auch successive durch centripetal von einer Ganglienzelle zur anderen sich ausbreitende Erregung zu Stande komme.

Dass es sich kaum anders verhalten kann, geht aus meinen vielfach variirten Versuchen hervor. Die Ergebnisse derselben stehen auch im Einklang mit den an *Uraster* von ROMANES angestellten Durchschneidungen. Letzterer bemerkte nämlich zunächst, dass Durchtrennung des Nervenstranges eines noch unversehrten oder schon vom Centrum abgelösten Radius, an irgend einem Punkte desselben, vollständige Aufhebung des Zusammenhanges zwischen den Pedicellen zu beiden Seiten des Schnittes bewirkt. Wird z. B. der radiale — nach HAMANN'S Entdeckung an Ganglienzellen reiche — Nervenstrang, welchen ich der Kürze halber Radialmark nennen will, in der Mitte durchschnitten, so bewegen sich die Füßchen der peripheren Hälfte vollkommen unabhängig von denen der basalen Hälfte, wie wenn der ganze Radius halbirt worden wäre. Die einen können extendirt sein, wie bei der Locomotion, während die anderen retrahirt sind und umgekehrt, und wenn ein Tropfen einer Säure die eine Hälfte zur Retraction bringt, dehnt sich diese niemals über die Schnittstelle hinweg auf die andere aus.

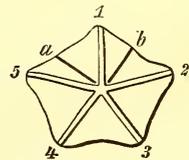


Fig. 3.

Ich fand diese Angaben für *Asterias glacialis* und Reizung mit Schwefelsäure vollkommen richtig und stellte eine Art Gegenversuch an *Asterina gibbosa* an, indem ich durch zwei bis nahe an das Centrum geführte interradiäre Schnitte *a* und *b* (Fig. 3) den Radius 1 zwar von seinen beiden Nachbarradien 2 und 5, nicht aber vom Centrum trennte.

und nicht halbirte. Jetzt bewirkte periphere mechanische Reizung von 1 genau wie beim unversehrten Thiere (Fig. 2, p. 40) die Einziehung der Pedicellen in den Nachbarstrahlen, welche nach Durchstechen des Radialmarks in der Mitte von 1 ausbleibt. Also hängt auch bei den gelappten Seesternen mit verbundenen Radien der physiologische Zusammenhang der Füßchen des einen Radius mit den anderen von der Unversehrtheit des Centrums und des Radialmarks ab. Dagegen ist der physiologische Zusammenhang zweier Radien ganz unabhängig von der Unversehrtheit der übrigen. Denn wenn ich z. B. einer *Asterias pentacanthus* zwei ganze Strahlen abschneide, mit Schonung des centralen Nervenringes, so tritt nach ventraler Reizung der Mitte eines der drei noch zusammenhängenden Radien (mit Schwefelsäure) eine Retraction aller Saugfühler desselben und der meisten der beiden anderen Strahlen, im Wasser wie in der Luft, ein. Dabei ist es gleichgültig für diesen Erfolg, welche zwei Arme abgetrennt wurden, falls nur das Centrum ganz erhalten blieb. Anders wenn letzteres nicht der Fall ist.

Zwar bleiben, wie ROMANES bemerkte, bei *Astropecten* nach Durchtrennung des centralen Nervenringes zu beiden Seiten eines Radius, die Ambulacralfüßchen desselben noch eine halbe oder ganze Stunde lang in lebhafter Bewegung, worauf sie in der Retraction verharren — auch bei Ophiuren sah er die Füßchen nach Durchtrennung des centralen Nervenringes zu beiden Seiten eines Radius noch lange, aber unabhängig von allen übrigen in schwacher Bewegung — aber der physiologische Zusammenhang des so isolirten Radius mit den vier anderen ist völlig unterbrochen.

Eben diese physiologische Isolirung einer Ambulacralfurche, oder eines Theiles einer solchen, kann man durch chemische Reizung herbeiführen, z. B. durch wiederholtes Reizen einer und derselben Stelle mit einem Tropfen concentrirter Schwefelsäure. Gewöhnlich aber löst sich dann der ganze Strahl nahe der Reizstelle ab.

Was nun das Verhalten der Füßchen eines in beliebiger Weise total abgetrennten Strahles betrifft, so bewegen sie sich längere Zeit wie beim intacten Thiere, und es ist richtig, dass bei *Asterias* unsanfte Berührung, Streichen, Auftröpfeln von Alkohol oder Säuren eine Retraction wie beim unversehrten Thiere bewirkt, nicht aber eben so bei *Luidia*. Bei isolirten *Asterias*-Radien beschränkt sich die Einziehung auf die Reizstelle, wenn der mechanische oder chemische Reiz schwach und selten ist, sie breitet sich centripetal und centrifugal aus, wenn er stark ist und wenn er wiederholt wird. Dabei zeigen die Strahlen verschiedener Individuen, auch die desselben Individuums einige Verschieden-

heiten, gleichviel ob das dem isolirten Strahl zugehörige Stück des centralen Nervenringes ihm belassen oder abgetrennt wurde. Oft zieht z. B. ein ohne sein Centrum abgeschnittener Radius nach Reizung der Ambulacralfurche an einem Punkte daselbst schnell alle Saugfüßchen ein und dann sehr bald auch alle anderen, in centripetaler und centrifugaler Richtung gleichzeitig, manchmal aber in letzterer Richtung (nach der Spitze zu), zumal nach Schwefelsäurereizung, schneller und stärker, seltener endlich in der umgekehrten Richtung, nach der Schnittstelle zu zuerst. Diese Differenzen können durch ungleiche Erregbarkeit der verwendeten, zum Theil eben erst dem Golfe entnommenen, zum Theil tagelang im Behälter (mit unterbrochenem Zu- und Abfluss bereits benutzten Seewassers) aufbewahrten Thiere und Thiertheile bedingt sein, aber auch vielleicht dadurch, dass bei der centrifugalen Irradiation die Erregung nur von einer motorischen Ganglienzelle auf die andere übergeht, dagegen bei der centripetalen zuerst noch eine Umsetzung sensorischer Erregung in motorische stattfinden muss (vgl. Fig. 7, p. 77). In Brunnenwasser oder destillirtes Wasser getauchte isolirte Radien von *Asterias*, *Astropecten*, *Ophidiaster* ziehen sofort alle davon betroffenen Saugfüßchen ein, wie die ganzen Thiere und die von allen Strahlen getrennte Centralscheibe.

Dieselbe Übereinstimmung findet man bei dorsaler umschriebener, mechanischer oder chemischer Reizung. Ein ohne sein Centrum oder mit demselben (von *Asterias pentacanthus* oder von *A. glacialis* oder einer *Astropecten*-Art) abgeschnittener Strahl, dessen Sauger sich lebhaft bewegen, zieht diejenigen jedesmal ein, welche gerade unter der gereizten Stelle des dorsalen Integumentes liegen, und schließt sogar die Ambulacrallrinne, die kammförmige Stachelreihe beiderseits umlegend, als wenn der schädliche Einfluss oder Angriff von der ventralen Seite herkäme.

Als ich nun ganz dieselben einfachen Reizversuche an *Luidia*-Strahlen anstellte, welche unmittelbar vorher von frischen Exemplaren abgelöst worden waren, erhielt ich ein anderes Resultat. In manchen Fällen hatte Berührung und chemische Reizung (mit Kreosot, Schwefelsäure, Ammoniakwasser) keinen merklichen Einfluss auf das rege Spiel der Ambulacralfüßchen. Dabei lag das Strahlenstück auf dem Rücken in Seewasser in einer flachen Schale, und die Flüssigkeiten ließ ich auf die Füßchen fallen. Sogar concentrirte Schwefelsäure, tropfenweise auf die letzteren oder dorsal oder am Querschnitt applicirt, bewirkte keine Retraction, sondern höchstens ein Umbiegen der Füßchenenden. In anderen Fällen bewirkte auch Berührung eine hakenförmige Um-

biegung und wie beim ganzen Thiere eine unvollständige Einziehung mit Collaps der erigirten Saugfühler. Im Ganzen aber ist es auffallend, dass die letzteren bei den isolirten *Luidia*-Strahlen viel weniger empfindlich gegen alle Reize sind, als beim unversehrten Thier. Auf Berührung verändert das Füßchen oft kaum seine Stellung, auf Abschneiden der Spitze mit dem Saugplättchen zieht es sich allerdings beidesfalls energisch zurück. Hierbei handelt es sich aber ohne Zweifel um starke directe Muskelreizung, also einen localen Effect. Beim unversehrten Thiere dagegen kann die völlige Einziehung nach sehr schwacher Reizung nur durch Betheiligung von Ganglienzellen und Nervenfasern zu Stande kommen, also durch Reflex.

Dieses Verhalten der *Luidia* bei der gewöhnlichen Reizung spricht dafür, dass bei ihr die peripheren Reflexe nicht in so hohem Grade unabhängig vom Centralorgan sind, als bei den weniger beweglichen und sonst weniger empfindlichen *Asterias*- und *Astropecten*-Arten. Das Radialmark, ein Ambulacral-Rückenmark im physiologischen Sinne, ist bei diesen mehr autonom, weniger abhängig von dem Ambulacral-Gehirn, d. h. dem mit Ganglienzellen reichlich versehenen Nervenringe im Centrum.

Diese Vermuthung fand ich im weiteren Verlaufe der Untersuchung bestätigt. Überhaupt nimmt die Erregbarkeit eines selbst mit seinem Centrum abgeschnittenen Strahles von *Luidia* viel schneller ab, als die eines Strahles von *Asterias glacialis* und *A. tenuispina*, welche wochenlang am Leben bleiben.

Extension nach mechanischer Reizung.

Nach Ermittlung der Bedingungen, unter welchen mechanische und chemische Reizung eine Retraction der Saugfühler herbeiführen, prüfte ich die Extension derselben in ähnlicher Weise und fand, dass hier andere Verhältnisse obwalten.

Es ist mir kein Mittel bekannt geworden, am unversehrten Thiere eine Turgescenz, Erection oder Verlängerung der Ambulacralfüßchen ohne Betheiligung der Centralorgane herbeizuführen, dagegen ist es leicht, bei dorsaler Reizung besonders des centralen Theiles des Thieres eine allgemeine Extension aller Füßchen aller Radien zu bewirken. Ich machte diese Beobachtung zuerst, als ich zu anderen Zwecken mittels eines drei Centimeter im Durchmesser haltenden, kreisrunden, dünnen, in der Mitte durchbohrten Zinkplättchens und eines dünnen aber starken Fadens, der durch das Centrum und den Mund des Thieres

gezogen wurde, letzteres im Wasser hängen ließ, so dass es mit der Ventralseite frei nach oben auf der Zinkplatte ruhte. Sogleich wurden von den in diese Lage versetzten Seesternen die Füßchen extendirt und lebhaft bewegt. Wenn ich sie aber, das obere Ende des Fadens haltend, aus dem Wasser emporhob, so begann allemal in der Luft ein noch viel lebhafteres Füßchen-Hervorstrecken. Schneller und ausgiebiger trat dann an allen Punkten die Extension und Turgescenz, die Verlängerung und das Collabiren mit erneuter Erektion ein. So namentlich bei *Asterias*, *Astropecten*, *Luidia* und *Palmipes*. Ist das Thier sehr groß und schwer, so entsteht schon im Wasser durch den von ihm selbst ausgeübten Druck ein starker mechanischer Reiz des Nervenringes, und nach einigen Tagen kann sogar der Magen auf diese Weise prolabiren, indem er die Metallplatte überspannt und die 5 Radien des großen *Astropecten* ganz schlaff unter ihr herabhängen. Aber auch dann können immer noch die Füßchen jenes lebhaftes Wechselspiel zwischen Extension und Retraction zeigen, zumal wenn das Thier über die Wasseroberfläche emporgehoben wird. Lasse ich es dicht unter derselben schweben, so dass die Füßchen beim Hervortreten in die Luft ragen, so hindert dieser Umstand das stundenlang schnell abwechselnde Erigiren und Retrahiren derselben nicht. Aber wo eine directe Berührung der Ventralseite mit einem festen Körper, z. B. einem Stift oder Finger stattfindet, da ziehen sich sofort die Füßchen zurück, mag eine Stelle im Centrum oder an der Peripherie berührt worden sein.

Liegt der Seestern im Wasser mit der Dorsalseite nach unten horizontal auf einer feststehenden Abflussröhre, so dass allein die Rückenfläche der Scheibe diese berührt und durch Zug festgehalten wird, dann bewirkt dieser Reiz eine sehr starke 2 bis 3 Stunden lang — bei *Asterias glacialis* — anhaltende Füllung und Entleerung der Saugfühler. Das centrale Rückenstück wird in die Röhre eingesogen (da das Anfangs noch abfließende Wasser Luft mit fortreißt und einen negativen Druck erzeugt) und dadurch das nervöse Centrum stark gereizt. *Luidia* verhält sich ähnlich. Beide erigiren mit erstaunlicher Ausdauer immer aufs Neue alle Füßchen, wenn sie, die Dorsalseite unten, auf eine verticale Glasröhre von 2 cm Durchmesser oder auf einen massiven Stab horizontal so gelegt werden, dass die Berührung centro-dorsal ist. Auch nach dem Herausnehmen aus dem Wasser strecken *Astropecten*, *Asterias* und *Luidia*, desgleichen *Ophidiaster*, alle Saugfühler mit großer Energie aus und zeigen, auf dem trockenen Tische liegend, noch viele Minuten lang ein lebhaftes Spiel derselben, obgleich sie fortwährend Wasser verlieren.

Ganz dieselben Resultate erhielt ich constant, wenn statt der unversehrten Thiere solche verwendet wurden, denen mehrere Strahlen abgeschnitten worden. *Asterias glacialis* mit nur 2 zusammenhängenden Radien streckt die Füßchen unter obigen Umständen geradeso hervor wie im intacten Zustande, stellt jedoch die Bewegungen früher ein, ohne Zweifel weil das Wasser von den großen Schnittstellen her zerstörend einwirkt.

Während nun in dieser Hinsicht, bezüglich der mechanischen dorsalen Reizung, alle Asteriden übereinstimmen, zeigt sich in Betreff der ventralen Reizung ein auffallender Unterschied zwischen *Luidia* und *Asterias*, welcher bereits oben (p. 38) angedeutet wurde. Eine starke mechanische Reizung einer beliebigen Stelle einer Ambulacralrinne hat bei *Asterias* eine bis weit über das Centrum hinaus in die 4 anderen Radien irradiirende Retraction zur Folge, bei *Luidia* dagegen ziehen sich nach starker wiederholter ventraler Reizung einer Gruppe von Saugfühlern nur diese und die an der Basis des gereizten Strahles, sowie deren centrale Nachbarn zurück; die übrigen verharren in lebhafter Bewegung und werden oft in gesteigertem Maße extendirt, die Locomotion nicht gehemmt. Ich komme auf diesen Unterschied zurück (p. 53 und 58).

In Betreff der Differenz des Effectes der dorsalen und ventralen Reizung verhalten sich *Luidia* und *Asterias* gleich.

Sehr gut erkennt man dieselbe auch ohne künstliche Reizung an unversehrten Seesternen. Ich legte eine *Asterias glacialis*, Rückenseite unten, auf eine im Wasser horizontal aufgehängte Glasscheibe. Als bald wurden alle Saugfühler maximal extendirt — dorsale Reizung *in natura* — und immer aufs Neue vorgestreckt. Darauf legte ich sie, Ventralseite unten, auf die glatte Fläche, sogleich wurden einen Augenblick alle Saugfühler eingezogen — ventrale Reizung *in natura* — und erst beim Kriechen vollständig wieder vorgeschoben. Besonders deutlich ist dieser Unterschied, wenn das Thier von der Glasplatte herunterkriecht. Sowie nämlich ein Radius mit weit extendirten (tastenden) Tentakeln den Boden oder eine Wand ventral berührt, dann werden zuerst die betroffenen Tentakel retrahirt. Kommt dagegen beim Umwenden ein beliebiger Theil des Rückens mit dem fremden Körper in Berührung, dann erfolgt sehr bald die Extension der Füßchen, außer gerade unter dem zufällig oder absichtlich stärker mechanisch gereizten dorsalen Integumentpunkt, wo stets zuerst eine locale Retraction eintritt (p. 37).

Die Irradiation einer durch stärkere mechanische dorsale Reizung

herbeigeführten Extension der Saugfüher oberhalb und unterhalb der Reizstelle, an welcher die gewöhnlich bald vorübergehende Retraction eintritt, kann allgemein oder partiell sein.

Wenn genau centro-dorsal stark mechanisch gereizt wird, so geht, wie erwähnt, die Reizwirkung centrifugal in alle Radien (p. 48). Die sämtlichen Saugfüher werden schnell erigirt und lebhaft bewegt. Ist aber die centro-dorsale Reizung sehr schwach, so kann die Retraction auf die circum-oralen Füßchen beschränkt bleiben, und sie geht dann schnell vorüber. Liegt die Reizstelle excentrisch-dorsal, so hängt es ebenfalls in erster Linie von der Reizstärke ab, ob überhaupt die vorher vorhandenen Bewegungen der Ambulacralfüßchen zunehmen oder nicht. Ein schwacher mechanischer Reiz ändert nichts, ein starker, z. B. hartes Streichen mit einer Nadel, kann schleunige allgemeine Extension der Füßchen, außer gerade unter der Reizstelle, veranlassen, sogar in der Luft. Große *Luidia*- und *Astropecten*-Exemplare eignen sich besonders zu diesen Versuchen, welche mit chemischen Reizmitteln dasselbe Resultat noch leichter liefern.

Extension nach chemischer Reizung.

Dass durch einen Tropfen einer Säure, welchen man auf eine beliebige Stelle des dorsalen Integumentes fallen lässt, eine Steigerung der Bewegungen der Pedicellen herbeigeführt wird, beobachtete richtig ROMANES bei *Astropecten*; aber er sah nicht, dass hierbei, wie bei dorsaler mechanischer Reizung, unmittelbar unter der gereizten Stelle eine kurz dauernde Retraction der Saugfüher eintritt. So fand ich es regelmäßig gerade bei *Astropecten aurantiacus*, auch *pentacanthus* und bei *Asterias glacialis*, wenn ich ihnen einen Tropfen concentrirter Schwefelsäure applicirte; kommt letztere direct mit den Pedicellen in Contact, etwa vom Rande der Ambulacralfurche aus, dann wird die Retraction energischer und anhaltend, bleibt sie auf den Rücken des Radius beschränkt, dann dauert die Retraction nur kurz, oft nur Augenblicke. Stets geht sie voraus der oft erst nach einem langen Latenzstadium beginnenden, im gereizten Strahl centrifugal und centripetal sich fort-pflanzenden Extension der Pedicellen. Diese dehnt sich schnell über das ganze Centrum und von da aus wieder centrifugal über die übrigen ungereizten Radien aus. Doch ist dabei bemerkenswerth, dass die Extension der Saugfüßchen im gereizten Radius oberhalb wie unterhalb der in Retraction noch verharrenden Pedicellen gewöhnlich — bei starker Reizung immer — später und weniger energisch auftritt, als in den übrigen Radien und im Centrum selbst.

Offenbar liegt hier eine doppelte Reizwirkung vor, eine locale peripherie Reflexaction und eine allgemeine centrale mächtige Erregung in Folge derselben, mit rapider Füllung und Entleerung der POLI'schen Blasen und der Ampullen.

Die durch diese centralen Impulse bewirkte Extension tritt gerade so ein, wenn der eine oder andere Radius vorher abgetrennt wurde. Wenn man z. B. einem *Astropecten pentacanthus* zwei Strahlen basal abschneidet und in der Luft einen Tropfen Schwefelsäure auf die Mitte des Rückens eines der durch das Centrum zusammenhängenden Radien bringt, so ziehen sich im Wasser sofort, aber auch in der Luft sehr schnell, alle unter der Reizstelle befindlichen Füßchen zurück, wogegen in den beiden anderen Radien alle Füßchen hervortreten.

Dieser Antagonismus ruft die Frage hervor, ob retrahirte Saugfühler ebenso leicht durch dorsale Reizung wieder extendirt, wie extendirte durch ventrale retrahirt werden können. Meine Beobachtungen zeigen, dass bei unversehrten und frischen Thieren allemal die Retraction leichter als die Extension bewirkt werden kann, aber bei mechanischer und chemischer Reizung kommt es dabei sehr an auf die Stärke und Dauer des Reizes. Daher kann der von ROMANES aufgestellte Satz, dass die (die Erection der Füßchen) hemmende Function überwiege, nicht allgemein gelten. Er bemerkt zwar richtig, dass bei *Astropecten* die durch dorsale Reizung bewirkte lebhaftere Bewegung der Füßchen durch ventrale Reizung sofort aufhört, aber unrichtig, dass nach Herbeiführung der Retraction durch ventrale Reizung ein Tropfen Säure vom Rücken aus nicht wieder extendirend wirke. Denn wenn die zur ventralen Reizung verwendete Säure verdünnt war und nur einen Augenblick einwirkte, ist es leicht, sich vom Gegentheil zu überzeugen. Einige Beispiele mögen zur Erläuterung dienen:

Ein großer *Astropecten aurantiacus* liegt im Wasser auf dem Rücken. Ein einziger Tropfen Schwefelsäure, an beliebiger Stelle ventral applicirt, genügt, um fast alle seine Füßchen außer denen an den Spitzen zur Retraction zu bringen. Sowie aber nun dorsal ein Tropfen Schwefelsäure an beliebiger Stelle applicirt wird, strecken sich alle wieder hervor, außer den unter der Reizstelle befindlichen. Jetzt kann man durch abermalige ventrale Reizung wiederum eine Einziehung der Füßchen herbeiführen. Die Thiere erholen sich mitunter binnen 24 Stunden von der starken Reizung trotz der theilweisen Zerstörung des Integumentes und des Skelets, der localen Säurestarre, der Gasentwicklung und des Abfallens ganzer Strahlen.

Eine sehr große *Asterias glacialis* hatte sich an eine horizontal im

Wasser, dicht unter der Oberfläche desselben aufgehängte Glasscheibe so angeheftet, dass ein Strahl mit der Ventralseite nach oben freilag. Ich ließ in der Luft einen Tropfen Schwefelsäure in die Ambulacralfurche desselben fallen: sogleich verschloss sich diese Furche, und dann verengten sich die vier anderen bis zu zwei Drittel hinauf centrifugal. Unmittelbar vorher aber hatte ein Tropfen der Säure dorsal applicirt die meisten der ruhig am Glase haftenden Saugfüher in lebhafteste Bewegung versetzt. Bei der erwähnten Retraction kam nun das Thier in Gefahr im Wasser von der Platte herabzufallen. Es hing nur noch mit einer Spitze daran fest, extendirte aber sehr schnell alle seine Saugtentakel und nahm seine frühere Stellung, mit denselben sich aufs Neue anheftend, wieder ein. In diesem Falle wurde also die Extension nicht gehemmt trotz der starken Reizung.

Dasselbe Experiment stellte ich mit einer großen *Luidia* an. Als sie, mit dem Rücken oben, auf die Glasplatte im Wasser gelegt worden war, und ein Tropfen Schwefelsäure dorsal auf die Mitte eines Strahles gelangte, trat unmittelbar darunter eine starke Retraction der Ambulacralfüßchen ein, jenseit dieser Stelle aber beiderseits und in allen übrigen Radien eine lebhaftere Bewegung mit stärkerer Extension. Nun legte ich das Thier auf den Rücken und ließ einen Tropfen Schwefelsäure auf eine excentrische Füßchengruppe fallen. Jetzt trat an der Reizstelle und in nächster Nähe derselben zwar eine starke Retraction ein, nicht aber in den anderen Strahlen, wo die Bewegung fort dauerte. Der dorsale Reiz, welchen die Berührung der Platte verursachte, überwog also den ventralen, dessen Wirkung deshalb nicht irradiirte (p. 38 u. 50). Doch kommt hierbei in Betracht, dass (p. 57) oft *Luidia* auf ventrale periphere Reizung nur local mit Retraction antwortet und möglicherweise die centripetale Leitung in dem gereizten Radius durch die Reizung selbst unterbrochen wird, denn er bricht auffallend leicht ab. Ventro-centrale chemische Reizung hat auch bei *Luidia* zunächst immer irradiale Retraction zur Folge, dorso-centrale chemische Reizung, wenn sie nicht zu schwach ist, eine irradiale Extension und eine meist schnell vorübergehende centrale Retraction.

**Extension bei isolirten Radien nach mechanischer und
chemischer Reizung.**

Wenn man von einer *Asterias glacialis* einen Strahl mit seinem Centrum abschneidet, so werden zuerst durch den starken motorischen, centralen Reiz des Schneidens alle Saugfüßler maximal vorgestreckt und lebhaft bewegt. Berührt man dann die Füßchen in der Mitte der Furche, so findet nur an der Reizstelle eine Retraction statt. Wird aber nach dem Wiederhervorkommen derselben ein Tropfen Schwefelsäure daselbst, also ein sehr starker Reiz, applicirt⁸, dann ist die Zurückziehung centripetal und centrifugal ausgebreiteter. Am Centrum selbst jedoch bleibt Alles in Bewegung. Wenn ich nun dorso-central mit einem Säuretropfen reize, werden sämtliche verfügbare Füßchen vorgestreckt und der Strahl kriecht schnell davon. Ebenso *Astropecten*.

Somit ist die Extension der Ambulacralfüßchen unzweifelhaft durch einen centralen Impuls bedingt. Bei abgelösten *Luidia*-Radien gelingt es nur von der Schnitt- oder Bruchstelle aus eine Extension herbeizuführen. Schneide ich einer *Luidia* einen Strahl nahe der Mitte ab, nachdem durch Berührung alle Sauger desselben zur Retraction gebracht worden, dann tritt sogleich nach dem Schneiden eine mächtige Extension derselben im ganzen abgeschnittenen Stücke ein. Die Fortpflanzung des künstlichen Reizes ist also centrifugal und die Füllung des Wassergefäßsystems nach dem Schnitte gerade so ausgiebig wie beim unversehrten Thier. Es gelang mir sogar nach zweimaliger Durchschneidung eines Radius von *Luidia* die Extension sämtlicher Füßchen hervorzurufen, welche durch anhaltendes starkes Streichen mit einem Glasstabe nach der ersten Operation wieder zur partiellen Retraction gebracht worden waren. Unmittelbar nach dem zweiten Schnitt kamen an dem peripheren Stück alle Saugfüßler wieder zum Vorschein, an dem centralen aber nur sehr wenige, etwa ein halbes Dutzend dicht an der Schnittstelle. Also pflanzt sich der Reiz, welcher die Turgescenz der Saugfüßchen zur Folge hat, auch am isolirten Radius centrifugal, nicht aber centripetal fort. Wenn demnach am intacten Thier auf eine localisirte periphere Reizung eine allgemeine Extension aller Füßchen folgt (p. 51), so kommt diese durch reflectorische Erregung des Centrum zu Stande. Nun ist auch die Thatsache verständlich, dass die Turgescenz der Sauger im gereizten Strahl unvollständig und etwas später, als in den an-

deren Strahlen eintritt (p. 52). Denn die von der peripheren Reizstelle kommende Erregung wird im Centrum in die Impulse zur systolischen Entleerung der Ampullen aller Radien umgesetzt und findet natürlich da weniger Widerstand, wo die Saugfüßchen bereits in Thätigkeit sind, als da, wo in Folge der peripheren Reizung noch ein Theil retrahirt ist.

Damit hängt zusammen, dass die localisirte, dorsale, mechanische oder chemische Reizung eines mit seinem Centrum oder mit zwei oder drei Ecken des Nervenfüßchens noch verbundenen isolirten Strahles von *Astropecten pentacanthus* zwar eine deutliche Retraction unter der Reizstelle, aber nur eine sehr träge und unvollständige Extension an den anderen Stellen der Ambulacralfurche bewirkt.

Die Extension der Saugfühler nach localer dorsaler Reizung ist stets ein centraler Vorgang. Fehlen die Centren oder sind sie verletzt, oder ihre Verbindungen, die centralen Commissuren, unterbrochen, dann ist die Extension beeinträchtigt oder aufgehoben. Die hiermit im Widerspruch stehende Angabe von ROMANES, dass, »wie sehr auch der Nervenring und die Nervenstränge verletzt sein mögen, dorsale Reizung alle Pedicellen und das Muskelsystem der Strahlen in lebhaftere Bewegung versetzt«, kann ich mit meinen Beobachtungen nicht in Einklang bringen.

Auch die Bemerkung desselben Forschers, dass bei *Astropecten* nach Durchschneidung des Radialmarks eines Strahles die Saugfüßchen des proximalen Theiles gewöhnlich eine lebhaftere Bewegung zeigen, als die des distalen Abschnittes, kann ich nicht bestätigen. Die Beweglichkeit der Füßchen abgeschnittener *Astropecten*-, *Asterias*- und *Luidia*-Radien ist Anfangs oft eine größere als die des übrigen Thieres, so lange nicht schädliche äußere Einflüsse störend wirken und der mechanische Reiz des Schneidens andauert.

Übrigens giebt es ein einfaches Mittel sich schnell und sicher von der Richtigkeit der obigen Befunde zu überzeugen, nämlich die Anwendung elektrischer Reize.

Retraction und Extension nach elektrischer Reizung.

Die elektrische Reizung der Seesterne erfordert gewisse Vorsichtsmaßregeln und Kunstgriffe, um einerseits die Wirkung der Schließung und Öffnung des elektrischen Stromes von der durch Anlegen der Elektroden bewirkten mechanischen Reizung zu trennen, andererseits

die durch das relativ gute Leitungsvermögen des Seewassers bedingte Schwächung des elektrischen Reizes zu verhüten. Die erstere Fehlerquelle vermied ich durch Anlegen der Elektroden an das Thier, ehe der Strom geschlossen war, und Abwarten des Zeitpunktes, bis die dadurch gesetzte locale Einziehung der Ambulacralfüßchen vorüber war; dann wurde, ohne sonst irgend etwas zu ändern, der Strom geschlossen, der Unterbrechungshammer des Schlitteninductorium in Thätigkeit gesetzt. Der zweite Übelstand erforderte die Anwendung von Elektroden, deren äußerste Enden allein frei und welche sonst durch eine impermeable Masse vollständig isolirt waren. Siegellack erwies sich als das beste Mittel. Die elektrische Reizung pelagischer Thiere, ja schon das Arbeiten mit den empfindlichen elektrophysiologischen Apparaten am Meere wird überhaupt durch die Feuchtigkeit der Luft und den Salzgehalt des Wassers erschwert. Die Instrumente müssen soviel wie möglich aus Glas angefertigt und durch Glashülsen geschützt werden.

Die wenigen früheren Versuche sind wegen Vernachlässigung dieser Fehlerquellen werthlos. Wenn TIEDEMANN meinte, »die Tentakel zeigten eine große Empfindlichkeit für den galvanischen Reiz«, weil er lebhaftere Contractionen derselben, nach Anlegen der Pole einer nur aus 14 Platten-Paaren bestehenden VOLTA'schen Säule an die Füßchen oder an diese und an die Haut, eintreten sah, so irrte er, weil dieselben Contractionen eintreten, wenn nur die zwei Drahtenden ohne Säule ebenso angelegt werden. Der mechanische ventrale oder dorsale Reiz bewirkt allemal eine locale Retraction der Ambulacralfüßchen.

Meine Versuche wurden zumeist an der sehr reizbaren agilen *Luidia* und an der trägeren *Asterias glacialis* angestellt. Zunächst die erstere.

Eine große *Luidia* wird auf den Rücken gelegt in einem flachen Behälter. Alle Saugfüßler bewegen sich lebhaft. Die Elektroden, d. h. die Enden der secundären Drahtrolle eines gewöhnlichen Schlitteninductorium, werden, ehe der primäre Strom geschlossen ist, in eine Ambulacralfurche behutsam eingeführt; sofort ziehen sich alle Füßchen in der intrapolaren Strecke und deren nächsten Umgebung zurück. Nun wartete ich mehrere Minuten, bis an der Stelle, wo die Drahtspitzen unverändert liegen blieben, die normale Bewegung der Saugfüßchen wieder begann, und schloss dann, ohne Erschütterung des Behälters, den primären Strom, so dass der Unterbrechungshammer in Thätigkeit gerieth und eine Reihe von Induc-

tionswechselströmen bei über einander geschobenen Rollen plötzlich einwirkte. Jetzt war also der mechanische Reiz ausgeschlossen, und es konnte Anfangs nur noch der elektrische und, im Anschluss an denselben, etwa der durch Elektrolyse bedingte chemische Reiz wirken. Nichtsdestoweniger war der Effect ein höchst auffallender: alle Saugfüßler aller Radien, außer denen an der Reizstelle, geriethen nämlich nach einer relativ kurzen Latenzzeit, auch im Falle sie vorher durch Berührung alle zur Ruhe gebracht worden waren, in eine enorme Bewegung. Sie wurden erigirt und extendirt, turgescirten und collabirten in schneller Abwechslung, wurden prolongirt über das gewöhnliche Maß weit hinaus und schnell retrahirt, um sogleich wieder hervorgestreckt und wieder lateral umgelegt zu werden. An der Reizstelle allein, in der intrapolaren Strecke und deren nächsten Umgebung verharrten die Füßchen in der Retraction, so lange der Reiz anhielt.

Weiter fand ich, dass die dorsale Reizung mit der elektrischen Pincette gradeseo Retraction der unter der Reizstelle befindlichen Füßchen zur Folge hat, wie die Berührung mit derselben ohne Strom, indem, nach Anlegen der Elektroden auf den Radiusrücken, ehe der Strom geschlossen worden, eine locale Retraction eintritt, welche bald vorübergeht, um *ceteris paribus*, nach Schließung des Stromes, wieder zu erscheinen. In diesem Falle ist die Wirkung des elektrischen Reizes von der des mechanischen nicht zu unterscheiden, während in dem vorigen es durch den letzteren allein nicht gelang (p. 50) eine so starke allgemeine Extension der Füßchen im Centrum und in den nicht gereizten Radien hervorzurufen. Die Beweglichkeit erscheint nur gesteigert. Allerdings hängt dieser Erfolg auch bei tetanisirender elektrischer Reizung ab von der Erregbarkeit des Thieres und nimmt nach häufiger Wiederholung des Versuchs mit kurzen Pausen ab. Aber die Effecte der mechanischen Reizung sind ebenfalls bei ermüdeten, und schon bei den längere Zeit im Aquarium gehaltenen Thieren erheblich schwächer als bei frischen. Elektrische Reize bewirken wie mechanische bei abgeschnittenen *Luidia*-Armen, auch wenn sie ganz frisch sind, keine oder nur eine sehr geringe Änderung der Bewegung der Füßchen, wie es oben beschrieben wurde (p. 47). Besonders auffallend ist die völlige Wirkungslosigkeit derselben elektrischen Reize, welche genügen, an demselben Radius vor der Ablösung die locale Retraction der Füßchen und von da aus die allgemeine Extension herbeizuführen. Von beiden ist nach der Abtrennung nichts zu bemerken. Während der elektrischen Reizung geht vielmehr die lebhafte Bewegung der Füßchen

des isolirten Radienstückes ungestört weiter vor sich ohne merklich zu- oder abzunehmen.

Wenn man jedoch die dorsale elektrische Reizung am intacten Thier mehrere Secunden anhalten lässt, dann tritt außer jener Retraction der unter der Reizstelle befindlichen Saugfühler die erwähnte allgemeine Bewegung aller anderen Füßchen ein, welche noch stärker als nach chemischer oder mechanischer dorsaler Reizung zu sein pflegt.

Geradeso wie bei dieser ließ sich auch am völlig abgelösten *Luidia*-Strahl durch genügend starke elektrische Reizung des Radialmarks an der Bruchstelle eine centrifugal schnell fortschreitende Extension mit gesteigerter Beweglichkeit leicht erzielen. Diese trat sogar ein, wenn eine andere als die Bruchstelle dorsal elektrisch gereizt wurde, und die Übereinstimmung mit der durch starken mechanischen Reiz (die Durchschneidung mit der Schere) bewirkten war auch darin vollkommen, dass an der proximalen Grenze des Reizbezirks keine oder nur eine sehr schwache Zunahme der Motilität der Füßchen bemerkt werden konnte (p. 54): ein weiterer Beweis dafür, dass die Extension derselben beim intacten Thier nach peripherer elektrischer Reizung nicht von der Reizstelle, sondern vom Centrum ausgeht.

In der That gelingt es auch leicht eine *Luidia* durch centrale ventrale elektrische Reizung trotz der localen Retraction zur Extension aller ihrer Füßchen zu bringen, während ein von ihr abgelöster Radius durch elektrische Reizung, weder dorsal, noch ventral, noch am Querschnitt zu einer entschiedenen Retraction gebracht werden kann, was doch so leicht am intacten Thiere gelingt. Diese Retraction der Saugfühler der *Luidia* muss also auf einem centralen Erregungsvorgang beruhen, da mechanische und chemische Reize hierin den elektrischen sich gleich negativ verhalten.

In dieser Beziehung und bezüglich der durch peripheren Reiz erzielbaren gesteigerten Beweglichkeit verhalten sich *Asterias glacialis* und *tenuispina* wesentlich anders, als *Luidia*. Denn es ist leicht, bei jenen, ebenso am unversehrten Thier, wie an dem isolirten Strahl, durch elektrische Reizung nicht allein überall in der beschriebenen Weise eine locale, sondern auch eine bis an das Centrum centripetal, und von da aus centrifugal, sich fortpflanzende Einziehung der Ambulacalfüßchen herbeizuführen, wie bei mechanischer und chemischer Reizung. Es liegt also hier eine exquisite periphere Reflexbewegung vor, welche sich selbst von der Reizstelle aus überall hin schrittweise fortpflanzt. Die von HAMANN beschriebenen Ganglienzellen des Radialmarks sind dazu erforderlich, aber auch hinreichend, da sich der isolirte Radius

wie das ganze Thier verhält. Bei beiden erweist sich übrigens der ventrale elektrische Reiz wirksamer als der mechanische. Er kann jedoch, wie dieser, eine Zurückziehung der extremen Tentakel — abgesehen von directer Reizung derselben — nicht bewirken. Auch ist zu beachten, dass nach häufig wiederholter localer elektrischer Erregung einer Stelle einer Ambulacralrinne bei *Asterias* schließlich die Irradiation, die Einziehung der Füßchen und Verengung der nicht gereizten Rinnen ausbleibt und die Sauger, wie bei *Luidia*, in erhöhte Thätigkeit gerathen, außer an der Reizstelle.

Die dorsale elektrische Reizung eines Radius bewirkt dagegen bei *Asterias glacialis* oft sogleich eine lebhaftere Extension aller Füßchen außer denen gerade unter der Reizstelle, wo zu Anfang eine Retraction eintritt; letztere ist beim isolirten Strahl bei Weitem nicht so schnell und vollständig wie beim ganzen Thier.

Um nun zu ermitteln, ob die Irradiation der Reizwirkung auch für elektrische Reize gilt, stellte ich Durchschneidungsversuche an *Asterias glacialis* an (Fig. 4).

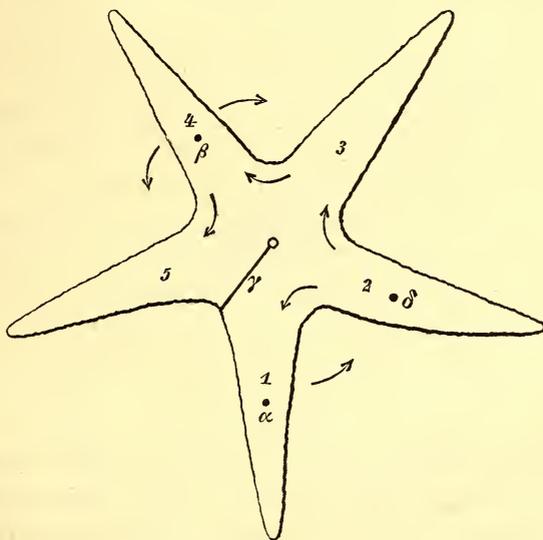


Fig. 4.

Das Thier liegt auf dem Rücken. Ich reize bei α . Jedesmal ziehen sich dann auch die Sauger in allen anderen Radien mehrere Centimeter centrifugal ein, um bald wieder hervorzukommen, bei elektrischer Reizung schneller, als bei mechanischer. Jetzt mache ich den Schnitt

γ bis in den Mund. Die centrale Commissur zwischen 1 und 5 ist also durchtrennt. Nun ziehen sich nach Reizung bei α die Sauger in 5 nicht mehr oder sehr wenig ein. Reize ich bei 4 β , dann pflanzt sich die Retraction auf 3 und 5 fort, wie die äußeren Pfeile links angeben. Die Leitung in den Commissuren des centralen Nervenpentagons ist also doppelsinnig, aber erschwert, je länger der Weg wird, da es nach dem Schnitt nach Reizung von α nicht leicht oder gar nicht gelingt über 2, 3 und 4 die Füßchen in 5 zur Retraction zu bringen. Von δ aus, in 2, gelingt es, wie die inneren Pfeile rechts angeben. Auch ließ sich selbst bei stärkerer Reizung von 5 über 4, 3 und 2, nur eine schwache Wirkung auf 1 erzielen. *Asterias tenuispina* verhält sich gerade so, der trägere *Echinaster* ähnlich. Nur ist die Veränderung der Ambulacralfurchen nach ventraler elektrischer Reizung einer Stelle weniger vollständig, langsamer und auch die Retraction in den 4 nicht gereizten Radien geringer.

Nach völliger Abtrennung des ganzen Strahles 1 durch die interradiären Schnitte γ und ϵ (in Fig. 5) bewirkte starke ven-

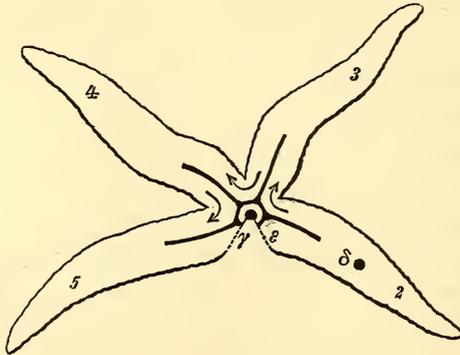


Fig. 5.

trale elektrische Reizung in 2 δ zuerst in 3 eine starke, dann in 4 eine schwächere und zuletzt in 5 eine sehr schwache Retraction. Hierbei ist aber zu beachten, dass ganz dasselbe geschieht, wenn (Fig. 6) der Strahl 1 mit einem Schnitt basal ohne Verletzung des Nervenringes abgetrennt wird. Diese Verspätung der Retraction in 5 im zweiten Falle (Fig. 6) hat weniger in dem Umweg (über 3 und 4), als in der durch den Schnitt bedingten Reizung und Schädigung des zu 1 gehörenden centralen Theiles ihre wahrscheinliche Ursache.

Wird das Centrum selbst dorsal elektrisch gereizt, dann ist, abgesehen von einer temporären Einziehung der Füßchen in der Ge-

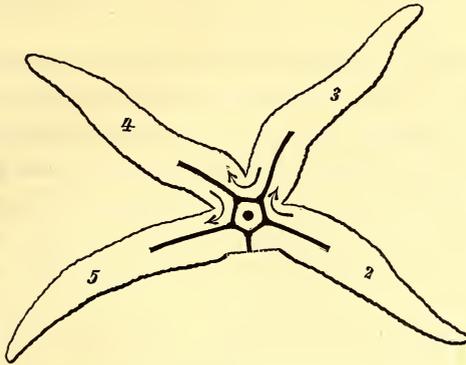


Fig. 6.

gend der Mundöffnung, eine allgemeine Extension und sehr lebhaft Bewegung aller Füßchen in den Radien die Folge.

Retraction und Extension nach thermischer Reizung.

Wenn man eine beliebige Stelle einer Ambulacalfurche im Wasser oder in der Luft durch einige Tropfen heißen Seewassers (oder mit heißem Dampf) reizt, so ziehen sich die getroffenen Saugfühler, wie nach chemischer, elektrischer, mechanischer Reizung (Berührung mit einem festen Körper) schleunig an der Reizstelle zurück. Besonders *Asterias glacialis* ist gegen solche Reizung empfindlich, *Echinaster*, *Ophidiaster* und *Chaetaster* weniger. Denn wenn sie (in der p. 36 beschriebenen Stellung) am verticalen Glase haftend einen oder zwei von ihren 5 Strahlen rechtwinklig zu den anderen dicht unter dem Wasserniveau halten und ich etwas heißes Seewasser auf die freien Saugfühler träufle, oder einen heißen Dampfstrahl darauf richte, dann werden zwar allemal die getroffenen, deren Nachbarn und die centralen Füßchen retrahirt, aber nur *Asterias* flieht regelmäßig. Die anderen können mit viel heißem Wasser begossen werden, durch die Wasserschicht des Behälters hindurch, ehe sie ihren Platz verlassen. Ein Tropfen sehr heißes Wasser in die Ambulacralrinne einer *Asterias* in der Luft gebracht kann aber locale Wärmestarre ohne Retraction der Füßchen zur Folge haben (s. p. 62).

Auch wenn ein Seestern sich an die Rückenseite eines anderen festgeheftet hat, genügt es, etwas lauwarmes Seewasser gegen die

Sauger strömen zu lassen, um schnell die Trennung (z. B. von *Echinaster*, der an einem *Chaetaster* haftet) dadurch herbeizuführen, dass die getroffenen Füßchen sich in Folge der plötzlichen Erwärmung einziehen und so das Thier abfällt.

Von allen untersuchten Asteriden ist aber am empfindlichsten gegen thermische Reize *Luidia*. Sowie ich in eine Ambulacralfurche eines auf den Rücken gelegten Exemplars, dessen Saugfüßchen sich lebhaft bewegen, einige Tropfen heißes Seewasser hatte gelangen lassen, steigerte sich die Bewegung der sämtlichen Füßchen aller 7 Arme, außer an der Reizstelle, maximal, gerade wie nach starker, localer, peripherer, elektrischer Reizung. An der Reizstelle selbst fand, gerade wie nach letzterer, eine Retraction statt, ehe die Füßchen auch da in erhöhte Thätigkeit geriethen. Trotzdem das heiße Wasser (welches dem Siedepunkte nahe war) durch das kalte, strömende (von 13 bis 14° C.) des Behälters bei der Reizung augenblicklich abgekühlt wurde, erwies sich diese Art der Reizung außerordentlich wirksam. Erst bei Wiederholung derselben wird die Reaction schwächer. Als ich aber das warme Wasser direct in die Ambulacralrinne in der Luft applicirte, wurden die Füßchen bewegungslos ohne Retraction in der Stellung, die sie gerade hatten. Ihre Muskeln wurden offenbar wärmestarr und von der Oberfläche verdampfte das Wasser sichtbar. Im Übrigen trat auch hier dasselbe lebhaftes Spiel der Füßchen in den anderen 6 Strahlen und in den nicht getroffenen Theilen des gereizten ein, wie vorhin.

Sogar die isolirten *Luidia*-Strahlen, welche in langsam erwärmtes Wasser gebracht werden, reagiren durch Änderung des Spieles ihrer Saugfüßchen auf geringe Temperaturschwankungen. Ein acentraler, seit 20 Stunden abgetrennter *Luidia*-Radius, welcher in Wasser von 13° C. ununterbrochen die Füßchen bewegte, wurde erwärmt:

| Minuten | Centigrade | |
|---------|------------|---|
| 0 | 13,2 | normal beweglich, |
| 10 | 14,4 | normal beweglich, dann vortübergehend: |
| 16 | 17,9 | etwas weniger mobil; |
| 60 | 20,7 | alle Sauger ausgestreckt, höchst mobil. |

Diese Steigerung der Motilität der Füßchen hält aber bei weiterer Temperaturerhöhung niemals an, sondern weicht bei allen Seesternen einer Abnahme der Retractilität und Extensibilität der Ambulacralfüßchen. Ich stelle im Folgenden eine Anzahl von Temperaturversuchen zusammen, wo auch von anderen Veränderungen durch die Erwärmung bereits Einiges angegeben ist. Darauf wird in den fol-

genden Abschnitten Bezug genommen werden. »Reizbar« und »Reizbarkeit« bezieht sich dabei, wo nichts Anderes angemerkt ist, nur auf die Retraction der Füßchen nach Berührung mit einem festen Körper (Glasstab).

Es geht aus den großen Schwankungen dieser »mechanischen« Reizbarkeit der Füßchen mit dem Steigen und Fallen der Wassertemperatur ohne Weiteres hervor, wie wichtig für alle die obigen Reizversuche, auch die elektrischen und chemischen, Constanthalten der Temperatur der Thiere ist. Ich habe stets eine solche von 11 bis 17°, gewöhnlich von 12 bis 13° beibehalten. Bei der experimentellen Prüfung meiner Befunde sind diese Grenzen nicht erheblich zu überschreiten.

1) Eine sehr bewegliche *Luidia* in einer flachen Schale:

Min. Centigr.

- | | | |
|----|------|--|
| 0 | 13,4 | normales Hin- und Herbewegen und Ausstrecken der Sauger. |
| 8 | 18,3 | Beweglichkeit gesteigert. |
| 12 | 18,2 | Berührung des Rückens bewirkt Retraction unter der Reizstelle. |
| 18 | 23,5 | Dorsale und ventrale Berührung bewirkt unvollständige Retraction. Das Thier krümmt seine 7 Strahlen über dem Rücken zusammen und streckt 2 in die Luft. |
| 23 | 24,0 | Abschneiden der Spitze eines Saugers bewirkt noch Retraction desselben. |
| . | 24,0 | Selbständige Beweglichkeit der Sauger noch groß. |
| . | 27,0 | Dieselbe nimmt ab. |
| . | 31,5 | Die Sauger retrahiren sich. Berührung dorsal und ventral effectlos. |
| 33 | 30,5 | Anschneiden der Sauger hat noch schnelle Retraction zur Folge. Ich lege das Thier um: es wendet sich nicht. |
| 38 | 34,5 | Dorsale und ventrale starke Reizung effectlos. |
| . | 35,0 | Anschneiden der Sauger hat nur sehr langsame oder keine Einziehung zur Folge. Hartes Streichen der Ambulacralfurche fast oder ganz erfolglos. Seit 31° entschiedenes Ruhigwerden (Wärmestarre); erholte sich nicht, obwohl jetzt die Abkühlung begann, da das Thier noch 3 ¹ / ₂ Stunden in dem (von 35° an) in der Luft sich abkühlenden Wasser belassen wurde, |

ehe es in einen großen Behälter mit 12,8° zurückgebracht wurde. Hier blieb es regungslos auf dem Rücken liegen (noch 2 Tage) ohne sich zu erholen.

2) Eine andere *Luidia*:

| Min. | Centigr. | |
|------|----------|---|
| 0 | 14,8 | auf die Dorsalseite gelegt; |
| 2 | 16,7 | vollständig von selbst gewendet; |
| 3 | 17,1 | ich legte wieder um. |
| 4 | 18,1 | Selbstwendung vollständig. |
| 5 | 18,8 | Ich legte wieder um; Selbstwendung. |
| 10 | 22,9 | Von jetzt an kein Wendeversuch mehr; Füßchen weniger lebhaft. |
| 14 | 30,5 | Sehr reizbar. |
| 18 | 33,6 | Reizbarkeit vermindert; Füßchen ruhiger. |
| 19 | 34,9 | Magen prolabirt. |
| 21 | 36,1 | Füßchen sämmtlich bewegungslos, aber sie retrahiren sich auf Berührung. Nun nimmt die Reizbarkeit schnell ab; |
| 25 | 35,3 | sie ist fast Null an den Spitzen und im Centrum. |
| 27 | . | Die ausgestreckten Füßchen bleiben, wenn sie gereizt worden, ausgestreckt, die retrahirten retrahirt; die Mehrzahl ist umgebogen. |

Nun blieben während der fortschreitenden Abkühlung die offenen Ambulacralfurchen nach wiederholtem Bestreichen mit einer Nadel gerade so weit offen wie vorher; Optimum also längst überschritten, wahrscheinlich schon bei 22°. Das Thier blieb mit centripetal-dorsalwärts gekrümmten Radien zusammengeknäuelte liegen, mit dem prolabirten Magen nach oben. Ein Strom kalten Wassers hatte keine wiederbelebende Wirkung. Am folgenden Tage keine Erholung, keine Veränderung der Stellung.

Die Wärmestarre war tödlich.

3) *Asterias glacialis* (a) heftet sich an die Wand einer flachen Schale:

| Min. | Centigr. | |
|------|----------|--|
| 0 | 14,9 | extendirt die Füßchen, |
| 13 | 16,4 | } reagirt auf Berührung durch schnelle Retraction der Füßchen. |
| 15 | 20,8 | |
| 17 | 23,0 | Zwei Strahlen haften; die Füßchen der übrigen sehr lebhaft; |
| 18 | 24,0 | Ambulacralfurche schließt sich bei Berührung mit dem |

Min. Centigr.

Thermometer sofort, um sich sogleich darauf wieder zu öffnen, also Reizbarkeit erhöht.

| | | |
|----|------|--|
| 21 | 27,0 | Beweglichkeit und Empfindlichkeit der Saugfüßler groß; |
| 23 | 28,4 | haftet noch fest; |
| 24 | 29,5 | reagirt lebhaft auf Berührung durch Retraction der Füßchen. |
| 25 | 31,2 | |
| 30 | 33 | Die Bewegungen der Füßchen erlöschten. |
| 33 | 33,4 | Die Füßchen haften nicht mehr am Glase, das Thier fällt ab und bleibt auf dem Rücken liegen. |

Die 5 Ambulacralrinnen sind offen, aber in ihnen sämmtliche Füßchen in parallelen Reihen, 4 in jeder, sehr regelmäßig retrahirt und bewegungslos. Ihre Contractilität ist erloschen, da starker mechanischer Reiz keine weitere Einziehung bewirkt. Nur die wie Kammzinken gestalteten Stacheln an den inneren Furchensäumen legen sich noch etwas nach innen um bei wiederholtem starken Streichen der Furchen in der Mitte. Am folgenden Tage nur unvollständige Erholung, so dass nur theilweises Anheften möglich wurde.

4) *Asterias glacialis* (b) auf die Rückenseite in flacher Schale gelegt:

Min. Centigr.

| | | |
|----|------|--|
| 0 | 14,2 | extendirt die Saugfüßchen; |
| 8 | 14,3 | hat sich gewendet, haftet fest; |
| 16 | 26,5 | haftet noch fest; reizbar; |
| 20 | 25,9 | kriecht umher (Fluchtbewegungen). |
| 35 | 33,2 | Reizbarkeit erheblich vermindert; das Thier bleibt auf dem Rücken liegen. |
| 40 | 33,4 | Reizbarkeit erloschen. Beim weiteren Erwärmen wurde das Thier weich und die Radien brachen in der Luft beim Anfassen ab. |

5) Wenn dagegen eine *Asterias glacialis* (c) von 14 auf 25° schnell erwärmt wird — innerhalb etwa 10 Minuten — und dann in kaltes Wasser (von 12 bis 14°) zurückgelangt oder sogleich von 25° an in kalter Luft kurze Zeit abgekühlt wird, dann erholt sie sich in einer Nacht leicht vollständig.

6) *Asterias glacialis* (d) auf dem Rücken liegend:

Min. Centigr.

| | | |
|---|------|---|
| 0 | 14,6 | heftet sich mit einem torquirten Arm fest; |
| 2 | 14,7 | hat sich vollständig gewendet und kriecht normal; |

| Min. | Centigr. | |
|------|----------|--|
| 7 | 17,5 | kriecht flink umher. |
| 12 | 21,5 | Ich lege das Thier wieder um; |
| 14 | 23,1 | es hat sich gewendet; Füßchen extendirt, beweglich. |
| 17 | 29,1 | sehr beweglich; doch sinken die 2 unter dem Wasser-niveau gehaltenen Radien, dann das ganze Thier unter; |
| 19 | 31,1 | bleibt, Ventralseite oben, liegen, hebt zwar die Strahlen an die Oberfläche, kriecht aber nicht mehr umher; Optimum überschritten. |
| 21 | 32,6 | Noch sehr lebhaftes Spiel der Füßchen. |
| 22 | 33,3 | Viele Füßchen retrahirt; wenige haften noch; |
| | 33,8 | keine mehr; das Thier fällt ab; |
| 23 | 34,3 | bleibt auf dem Rücken liegen; Füßchen an der Peripherie viel beweglicher als die centralen. |
| 25 | 35,2 | Alle 5 Radien seitlich und dorsalwärts umgebogen, alle Füßchen noch in Bewegung; |
| 27 | 35,4 | fast alle in Ruhe; Magen prolabirt. |
| 28 | 36,1 | Mechanische Reizbarkeit fast erloschen, an einigen Stellen ganz. Abkühlung beginnt; |
| 29 | 35,0 | fast alle Füßchen retrahirt, einzelne noch schwach hin und her bewegt. |
| 31 | 34,6 | Vollständig bewegungslos mit umgebogenen Strahlen, Ventralseite oben, mit prolabirtem Magen. Nun wird |
| 58 | 16,5 | kaltes strömendes Wasser eingeleitet. |
| 88 | 13,4 | Keine Erholung. |

Nach $7\frac{1}{4}$ Stunden lag das Thier unverändert da; als ich aber dem Wasser eine Erschütterung ertheilte; fingen die umgebogenen Strahlenspitzen an, sich langsam zu strecken. Die Füßchen — etwa 1600 — blieben aber sämmtlich retrahirt, in jedem Radius in je 4 Reihen regelmäßig geordnet. Beim Drücken derselben mit einem Stiftchen rückten sie ein wenig näher an einander, also mechanische Reizbarkeit minimal. Elektrische Reize (Inductionswechselströme) bewirkten eine geringe Verengerung der Furche an der Reizstelle und eine Zunahme jener Bewegung an den Radienspitzen. Eigenthümlich ist dabei, dass diese stattfinden ohne Betheiligung der Füßchen. Letztere verharren sämmtlich in Ruhe, retrahirt. Nicht ein einziges ist extendirt. Doch wurden durch die periphere, ventrale, elektrische Reizung eines Strahles die langsamen Bewegungen der anderen Radien vermehrt und beschleunigt und endlich, $8\frac{1}{2}$ Stunde seit Be-

ginn des Versuches, 8 Stunden seit Beginn der Abkühlung, fangen einzelne Füßchen des gereizten Strahles an hervorzukommen und wieder eingezogen zu werden. Doch nur vorübergehend. Noch 9 Stunden seit Beginn der Abkühlung bewirkt starke mechanische Reizung eines Strahles zwar Bewegungen desselben, nicht aber der Füßchen; es tritt nur eine geringe Verengung der Furche ein, und zwar nur an der Reizstelle.

In diesem merkwürdigen Zustande verharrte das Thier auch den ganzen folgenden Tag, indem es gerade so träge und uncoordinirte Bewegungen der Radienspitzen machte wie vorher, ohne ein Füßchen vorzuschieben.

Die Erwärmung hat wahrscheinlich das Wassergefäßsystem mehr als die Skelettmusculatur in seiner normalen Function gestört und die oberflächlichen Füßchennerven mehr als die centralen angegriffen.

7) Die ebenfalls unversehrte *Asterias glacialis* (e):

Min. Centigr.

- | | | |
|----|------|--|
| 0 | 13,9 | in einer flachen Schale in Seewasser; |
| 22 | 17,8 | reizbar; haftet am Glase fest; |
| 32 | 19,5 | haftet noch fest; kriecht nicht fort von einer wärmeren Stelle; |
| 41 | 22,4 | reizbar; haftet noch fest am Glase. |
| 45 | 24,4 | Die Füßchen eines Strahles retrahirt; die übrigen noch reizbar. |
| 46 | 27,2 | Nur 2 Radien haften noch; noch reizbar; das Thier fällt von der Glaswand ab auf den Rücken. |
| . | 28,0 | Einführung eines Thermometers in den Mund bewirkt allgemeine Extension. |
| 53 | 28,1 | Retraction der Füßchen bei Berührung mit dem Thermometer, welches 28,1° zeigt, aber das Thier bleibt auf dem Rücken liegen, das Temperatur-Optimum ist also längst überschritten. |
| 61 | 32,6 | Die inzwischen sehr verminderte mechanische Reizbarkeit erlischt. Alle 5 Ambulacralrinnen sind offen und doch alle Füßchen in 4 Reihen in jeder ganz symmetrisch eingezogen und bewegungslos: wärme-starr. |

8) *Asterias glacialis* (f) nur 2 zusammenhängende Strahlen:

Min. Centigr.

- | | | |
|---|------|-------------------------------------|
| 0 | 15,1 | normal; auf die Dorsalseite gelegt. |
|---|------|-------------------------------------|

| Min. | Centigr. | |
|------|----------|--|
| . | 17,0 | Sofortige Extension der Sauger, wendet sich. |
| 10 | 25,0 | Alle eingezogen und bewegungslos; das Thier bleibt umgelegt regungslos liegen, kann sich nicht wenden. |
| . | 22,5 | Die Sauger beginnen ihre Bewegungen wieder. |
| . | 21,2 | Das Thier macht erfolgreiche Wendeveruche; |
| . | . | am folgenden Tage Erholung. |

9) Ein einzelner Radius von *Asterias glacialis* (g) mit seinem Centrum plötzlich von Wasser von 15° in solches von 24° gebracht, welches sich sehr langsam abkühlte, zeigte eine geringe Beweglichkeit der Saugfühl. Auf Berührung zogen sich dieselben nur Anfangs noch zurück. Keine Erholung.

| 10) Ein einzelner Radius von <i>Asterias glacialis</i> (h): | | |
|---|----------|---|
| Min. | Centigr. | |
| 0 | 12,6 | Saugfüßchen sehr beweglich. |
| . | 16,0 | Sie werden weniger energisch bewegt. |
| 25 | 23,0 | Streichen der Ambulacralfurche bewirkt zwar noch eine Retraction der Sauger, aber nach periph. dorsaler Reizung mit concentrirter Schwefelsäure trat nur am centralen Ende eine deutliche langsame Extension derselben ein. Als nun der Radius in das kalte Wasser (12,6°) zurückgebracht wurde, kamen die Saugfühl. nach und nach zahlreicher und weiter hervor. Am folgenden Tage machte er zwar in frischem Wasser nach wiederholter dorsaler und seitlicher Reizung mit concentrirter Schwefelsäure keinen Fluchtversuch, aber die Saugfüßchen wurden am centralen Ende stark hervorgestreckt. Also ist die kurz dauernde Erwärmung auf 23° von anhaltender schädlicher Wirkung gewesen (vgl. p. 54). |

11) Zwei unversehrte *Asterias tenuispina*, innerhalb 20 Min. von 13 auf 23° erwärmt, behielten das Vermögen nach ventraler Berührung die Füßchen einzuziehen, sind also nicht so empfindlich; doch vermochten sie nicht sich von der Rückenlage in die Bauchlage zu wenden bei 23°, eine dritte plötzlich von 13 auf 23° erwärmte ebenfalls nicht. Bei der Abkühlung bis 16 und 18° wendeten sich alle drei.

12) Drei andere *Asterias tenuispina*, kleine Exemplare:

| Min. | Centigr. | |
|------|----------|--|
| 0 | 14,4 | wenden sich alle 3 auf den Rücken gelegt um in 1½, |

| Min. | Centigr. | |
|------|----------|--|
| | | in 2 und in 4 Min. bei 14,4 bis 16,5°, und kriechen umher; haften fest; |
| 5 | . | wieder alle 3 umgelegt; 2 wenden sich sofort. |
| 8 | 20,5 | Beide wieder umgelegt. |
| 9 | 23,0 | Füßchen maximal extendirt in ungemein lebhafter Bewegung. |
| 11 | 26,7 | } Selbstwendung; wieder umgelegt; |
| 12 | 27,5 | |
| . | 31,6 | alle 3 bewegen die Füßchen lebhaft; noch immer. |
| 14 | 32,5 | Nr. 3 hat sich gewendet; Nr. 1 Magen prolabirt. |
| 15 | 34,1 | Mechanische Reizbarkeit vermindert, Füßchen noch extendirt und beweglich; |
| 16 | 35,2 | mechanische Reizbarkeit Null: keine Retraction bei Berührung, keine Schließung der Furche. |
| 18 | 35,8 | Allgemeine Ruhe, alle Furchen halb geschlossen, alle 3 Mägen prolabirt. |
| 19 | 36,5 | Die Thiere sind weich geworden. |
| 20 | 36,6 | Maximum. Von jetzt an nimmt die Temperatur langsam und continuirlich ab. Die 3 Thiere bleiben bewegungslos auf dem Rücken liegen. Die kurz dauernde Erwärmung war tödlich. |

13) *Ophidiaster attenuatus* ist ebenfalls sehr empfindlich gegen Temperaturerhöhungen des Seewassers:

| Min. | Centigr. | |
|------|----------|---|
| 0 | 15,5 | normal; wird auf den Rücken gelegt. |
| 13 | 20,0 | Sehr reizbar; haftet fest. |
| 16 | 20,6 | Reizbar; hat sich umgewendet; haftet fest. |
| 19 | 25,4 | } Reizbar, haftet noch fest am Glase; |
| 24 | 27,4 | |
| 27 | . | sehr reizbar; alle Füßchen extendirt, kehrt noch aus der Rückenlage in die natürliche zurück; |
| 31 | 30,7 | noch reizbar. |
| 32 | 34,0 | Reizbarkeit erlischt, keine Wendung mehr aus der Rückenlage in die natürliche zurück. Ein Radius platzt mit Prolaps eines Darmstücks. |
| . | 34,9 | Reizbarkeit gänzlich erloschen. |

14) Eine *Asterina gibbosa* mit normaler Beweglichkeit:

| | |
|-------|-----------------------------|
| 14,4° | normal; |
| 20,0° | alle Saugfüßchen extendirt. |

- 26,5° Ihre Beweglichkeit nimmt ab;
 30,0° alle Saugfüßchen retrahirt;
 31,0° regungslos, Dorsalseite unten.

Stundenlang während der nun beginnenden Abkühlung, auch bei 14,4°, keine andere Bewegung als schwache Torsionen (Wendever-suche) der Spitzen von 20° an; Erholung am folgenden Tage un-vollständig, am darauffolgenden fast vollständig, trotzdem die Ränder bereits braun verfärbt waren. Das Thier kehrte wieder von selbst aus der Rückenlage in die gewohnte Lage zurück, und zwar an den folgenden Tagen mit zunehmender Geschwindigkeit. Somit ist die Temperatur von 31° überlebt worden.

15) Ein *Astropecten aurantiacus* von 15 cm Durchmesser:

Min. Centigr.

- | | | |
|----|------|---|
| 0 | 14,6 | kehrt in 1½ Min. aus der Rückenlage in die Bauch-lage zurück. |
| 2 | 15,4 | Ich legte das Thier wieder um; |
| 4½ | 16,7 | es hat sich vollständig gewendet; |
| 6 | 17,6 | ich legte es um; |
| 8½ | 20,9 | hat sich gewendet; |
| 9 | 21,8 | ich legte es um. |
| 12 | 26,8 | Mitten in sehr energischen Wendever-suchen fiel das Thier wieder auf den Rücken. |
| 17 | 31,7 | Alle Füßchen maximal extendirt; bei Berührung Re-traction derselben und Verschluss der Ambulacral-furche. |
| 18 | 32,8 | Magen prolabirt; Reizbarkeit vermindert. |
| 20 | 33,0 | Füßchen bewegen sich noch zum Theil. |
| 22 | 34,0 | Maximum; das Thier liegt noch auf dem Rücken; Füßchen z. Th. beweglich. |
| 27 | 34,0 | alle Füßchen retrahirt; die Furchen halb geschlossen. Keine Erholung. |

Hier war also das Optimum bei 26,8° bereits überschritten und 34° tödlich.

16) Drei nicht große *Echinaster sepositus*:

Min. Centigr.

- | | | |
|----|------|--|
| 0 | 15,3 | alle drei auf den Rücken gelegt. |
| 7 | 18,0 | Nr. 1 hat sich vollständig von selbst gewendet und wird wieder umgelegt. |
| 9 | 20,5 | Nr. 2 desgleichen. |
| 14 | 26,0 | Alle 3 machen von jetzt an kaum noch Wendever- |

Min. Centigr.

- suche; Ambulacralfurchen theils offen, theils geschlossen; Füßchen z. Th. extendirt, z. Th. retrahirt; träge.
- 16 30,0 Alle 3 auf dem Rücken liegend und bewegungslos; nur bei Nr. 1 die Füßchen in den offenen Furchen in sehr träger Bewegung.
- 18 33,2 Mechanische Reizbarkeit enorm vermindert.
- 22 35,6 Nr. 2 macht Biegungen zweier Radien (vielleicht passiv durch Wärmestarre); Nr. 1 desgl. schwächer; Nr. 3 nicht.
- 24 35,8 Nr. 1 und 2 öffnen die noch geschlossenen Furchen.
- 27 35,9 Nr. 2 giebt von seinem rothen Farbstoff an das umgebende Wasser ab. Temperaturmaximum.
- Nun begann die Abkühlung.
- 181 18,3 Alle 3 bewegungslos; haben mehr Farbstoff abgegeben; mechanische Reizbarkeit bei allen drei erloschen; keine Erholung; es wurde noch viel Farbstoff abgegeben; Thiere weich.

Hier war also bei 26° das Optimum überschritten, die Temperatur von 35,9° tödlich.

17) Ein kleiner *Echinaster sepositus* mit Radienlänge = 6 cm.

Min. Centigr.

- 0 16,7 auf den Rücken gelegt;
- 11 22,0 vollständig von selbst gewendet;
- 12 23,1 ich legte um,
- 14 24,5 die meisten Füßchen extendirt und bewegt,
- 16 26,3 dieselben zwar größtentheils extendirt, aber nicht oder nur sehr wenig bewegt; Rückenlage unverändert beibehalten; kein Wendeversuch.
- 18 27,2 Desgl.; keine Spur irgend welcher Bewegung;
- 19 28,0 bei Berührung einer Ambulacralfurche mit einem Stecknadelkopf schleunige Retraction der Füßchen und Verschluss der Furche an der Reizstelle; das Thier fühlt sich aber weicher an als normal.
- 23 29,0 Mechanische Reizbarkeit noch vorhanden, aber keine Spur einer selbständigen Bewegung; Füßchen z. Th. extendirt, z. Th. retrahirt, besonders die centralen.
- 27 30,1 Mechanische Reizbarkeit noch da; das Thier noch weicher.

| Min. | Centigr. | |
|------|----------|--|
| 28 | 30,6 | Verschluss der Furche bei Berührung entschieden langsamer; die dann folgende Öffnung ebenfalls langsamer, |
| 32 | 32,6 | beides noch langsamer, |
| 34 | 33,4 | noch langsamer; 2 Radien biegen sich passiv (durch Wärmestarre?); kein Wenderversuch. |
| 39 | 34,1 | Vortübergehende Biegungen der Radien nach dem Anfassenden derselben. |
| 47 | 34,3 | Berührung der weit offenen Furchen bewirkt langsames unvollständiges Schließen derselben, |
| 49 | 35,9 | noch langsamer; alle Füßchen, außer denen im Centrum, extendirt; |
| 53 | 38,0 | kein Verschluss der Furche mehr bei Berührung; |
| 59 | 40,2 | zeigt das Thermometer in der Furche, das Wasser daneben 39,4°; also ist jetzt das Thier wärmer als das Wasser; vorher war es umgekehrt; |
| 61 | 38,6 | in der Furche, 38,3° im Wasser; mechanische Reizbarkeit erloschen. Ich ließ das Thier nun unberührt abkühlen; es blieb regungslos auf dem Rücken liegen mit z. Th. ganz, z. Th. halb offenen, im Centrum ganz geschlossenen Furchen. Die beiden Furchen, in welchen das Thermometer gelegen hat, bleiben offen, die drei anderen mehr geschlossen, |
| 75 | 33,4 | Berührung bewirkt keine deutliche Retraction der Füßchen; der rothe Farbstoff wird an das Wasser abgegeben, |
| 81 | 31,2 | desgleichen; desgleichen, |
| 91 | 28,8 | desgleichen; desgleichen, |
| 108 | 25,6 | desgleichen; desgleichen, |
| 123 | 23,5 | desgleichen, |
| 313 | 16,4 | desgleichen, |
| 409 | 15,6 | das Wasser ist nun stark roth gefärbt vom aufgelösten Pigment; das Thier reactionslos, hat seine Radien halbkreisförmig gekrümmt (passiv). In fließendem Wasser von 13 bis 15° keine Erholung und weitere Abgabe von Pigment. |

Aus diesen und ähnlichen Beobachtungen ergibt sich mit bemerkenswerther Übereinstimmung der einzelnen Befunde, dass für *Luidia* bereits bei 23 bis 24° des umgebenden Seewassers das Temperatur-Optimum überschritten ist, für *Asterias glacialis* bei 25 bis 30°, für *Echinaster*, *Asterina gibbosa* und *Astropecten* bei 26 bis 27°, ferner, dass für die genannten 5 Arten, sowie für *Asterias tenuispina* und *Ophidiaster* Temperaturen von 31 bis 35° lebensgefährlich sind, gleichviel ob sie durch langsame oder schnelle Erwärmung des umgebenden Wassers erreicht werden. Nur wenn sie ganz kurze Zeit anhalten, sind 35 bis 37° nicht tödlich. Die Erholung tritt nach einer Erwärmung bis auf 32° ein, sowohl bei allmählicher, als auch bei plötzlicher Abkühlung in lufthaltigem, strömendem Seewasser, dauert aber jedesmal mehrere Stunden. Nachdem einmal der Prolaps des Magens oder seiner Anhänge bei 32,5 bis 35,5° eingetreten, scheint eine vollständige Erholung nicht mehr erzielbar zu sein. Die Folgen der Wärmestarre können dann nicht mehr rückgängig gemacht werden.

Es geht aus diesen Bestimmungen hervor, dass die Asteriden überhaupt nur innerhalb enger Temperaturgrenzen normal bestehen können. Die Temperatur des Golfes von Neapel schwankt den bis jetzt vorliegenden Messungen zufolge an der Oberfläche nur zwischen 13 und 27,2° C. (KARL BRANDT: Coloniebildende Radiolarien. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 13. Monographie. Berlin 1885. p. 114), erreicht aber diese extremen Werthe sehr selten. Es ist wahrscheinlich, dass schon 20° von den Seesternen des Golfes auf die Dauer schlecht vertragen wird, denn einige, namentlich *Luidia*, verlieren in geräumigen Behältern an Beweglichkeit schon vor Erreichung dieses Grades. Überhaupt ist die im Vergleiche zu anderen Thieren des Golfes erstaunliche Temperaturempfindlichkeit der Asteriden bemerkenswerth. Sie hängt wahrscheinlich mit der sehr großen Oberfläche zusammen, welche die Saugfühler bieten; in diesen werden auch die Nervenendigungen und dünnen Muskeln leicht durch die Einwirkung des warmen Wassers von außen und zugleich von innen — vermittels des Wassergefäßsystems — angegriffen.

Da übrigens möglicherweise diese schädliche Einwirkung der Erwärmung durch die Art des Verfahrens beschleunigt werden konnte, so habe ich die Temperaturerhöhungen des Seewassers in verschiedener Weise bewerkstelligt, es in großen und in kleinen Behältern auf dem Wasserbade mittels des Dampfes von unten erwärmt, auch Dampf in den Behälter geleitet, die Thiere in ruhigem und in

fließendem Wasser gehalten. Die obigen Grenzwerte wurden davon nicht beeinflusst. Nur muss stets darauf geachtet werden, dass der Boden des Gefäßes, in welchem die Echinodermen erwärmt werden, nicht höher als das Wasser temperirt und das Wasser selbst reichlich, frisch und lufthaltig sei und nicht durch das Verdampfen beim Erwärmen sein relativer Salzgehalt merklich zunehme oder durch Einleiten von viel Dampf merklich abnehme.

Übersicht der Ergebnisse.

Trotz der Mannigfaltigkeit der Bewegungen, welche die bei großen Asteriden nach vielen Hunderten zählenden Ambulacralfüßchen zeigen und der auf den ersten Blick verwirrenden Abwechslung zwischen Einziehung und Extension derselben, ist es durch die obigen Versuche geglückt einen Theil der Bedingungen festzustellen, von welchen die eine wie die andere abhängt.

Alle angewandten Reizmittel, Berührung, Ätzung, Erwärmung, elektrische Schläge, haben übereinstimmende Resultate geliefert. Es lässt sich jetzt mit einer die astronomische Gewissheit streifenden Wahrscheinlichkeit vorhersagen, ob ein Seestern seine Füßchen da oder dort einziehen oder hervorstrecken wird, sowie er an dieser und jener Stelle stark und schwach, oft und selten, mechanisch, chemisch, elektrisch oder thermisch gereizt wird.

Das Gesetzmäßige in den von mir beobachteten Erscheinungen kann folgendermaßen ausgedrückt werden:

Wenn am unversehrten Seestern ein localer, ventraler oder dorsaler Reiz nur eine localisirte Wirkung ausübt, so besteht diese allemal ausschließlich in einer Einziehung der Ambulacralfüßchen, niemals in einer Extension derselben. Ist der ventrale Reiz so stark, dass seine Wirkung irradiirt, dann tritt ebenfalls zunächst am Reizbezirk eine centrifugale und centripetale Retraction, weiterhin aber eine Extension der Füßchen sogleich (bei *Luidia*) oder nach wiederholter Reizung (bei *Asterias*) ein.

Wenn ein localer dorsaler Reiz irradiirt, so ist stets eine allgemeine Extension vom Centrum aus die Folge, niemals eine Retraction.

Dieses Gesetz der ambulacralen Bewegung ist für alle untersuchten Asteriden gültig und lässt sich mit Berücksichtigung der verschiedenen Reizstellen für frische normale Seesterne und die vier gewöhnlichen Reizgattungen in folgende Tabelle zusammenfassen:

| Reizstelle | Reizwirkung |
|-------------------------------------|---|
| dorsal excentrisch oder dorsal | { local: Retraction { irradiial: Extension |
| ventral excentrisch oder central | { local: Retraction { irradiial: { 1) Retraction 2) Extension |

Die Thatsachen sind hierdurch richtig dargestellt: Retraction der Saugfühler tritt circumscripirt bei localisirter ventraler oder dorsaler, centraler oder peripherer Reizung jedesmal ein, wenn der Reiz nicht zu stark ist, Extension lässt sich beim unversehrten Thier circumscripirt nicht künstlich herbeiführen.

Retraction der Saugfühler tritt irradiial bei localisirter ventraler, centraler oder peripherer Reizung jedesmal ein, wenn der Reiz stark genug ist, macht aber entweder sogleich (bei der elektrisch gereizten *Luidia*) oder nachdem er wiederholt worden (bei der *Asterias*) einer ausgedehnten Extension Platz.

Extension endlich tritt außerdem jedesmal irradiial neben der circumscripirt Retraction nach localisirter dorsaler, centraler oder peripherer Reizung ein, wenn der Reiz stark genug ist.

Die Erklärung dieser eigenthümlichen durch alle meine zahlreichen und vielfach variirten Versuche erwiesenen Gesetzmäßigkeit ist unter der Voraussetzung einer functionellen Ungleichwerthigkeit des centralen Nervenringes und des Radialmarks nicht schwer.

Denn die localisirte Retraction der Saugfühler benöthigt — wo sie nicht auf directer Muskelreizung beruht — bei *Asterias* nur eines peripheren Reflexmechanismus. Eine sensorische Nervenfasern, dorsal oder ventral in das Radialmark eintretend, wird erregt und leitet die Erregung in letzteres. Von den Ganglienzellen des Radialmarks geht dann der motorische Impuls in die longitudinalen und circulären Muskelfasern des Saugfühlers. In der That zeigt jede durch zwei zur Längsachse senkrechte Schnitte erhaltene Scheibe eines isolirten *Asterias*-Strahles, nach dorsaler oder ventraler Reizung, die Retraction.

Die irradiirende Retraction verlangt einen stärkeren Reiz. Die von ihm abhängige stärkere Erregung pflanzt sich durch die primär getroffenen ventralen sensorischen Fasern zunächst in das Radialmark, und in diesem von einer Ganglienzelle auf die benachbarte fort, so dass successive, Schritt für Schritt, die motorischen Impulse von den zuerst retrahirten Füßchen an sich centripetal und centrifugal

auf die benachbarten erstrecken und eine weit ausgedehnte Retraction stattfindet.

Bei *Luidia* hingegen, wo bereits die Differenzirung des Nervensystems in ein höheres und niederes Centralorgan, in ein Ambulacral-Gehirn und Ambulacral-Rückenmark, fortgeschritten sein muss, genügt letzteres nicht mehr zur reflectorischen Retraction der Saugfüßchen, da diese ausbleibt nach Abtrennung des Radius vom Rumpf. Es muss also hier (im Gegensatze zu *Asterias*) der ventrale sensorische Reiz eine centripetale Erregung veranlassen, welche erst im Nervenfüßchen, d. h. central, in eine centrifugale motorische Erregung für die Nervenfasern der Pedicellen-Muskeln umgesetzt wird.

Nach dorsaler Reizung irradiirt (bei *Luidia* und *Asterias*) die Retraction nicht, weil durch das von ROMANES und EWART entdeckte subcutane dorsale Nervenfasernetz das Centralorgan, der Nervenring oder Nervenkranz, wie ihn TIEDEMANN nannte, leichter centripetal erregt wird und von hier aus dann centrifugale motorische Impulse die Entleerung der Ampullen in die Saugfüße hinein, somit deren Schwellung und Extension, d. h. Fluchtbewegungen, veranlassen.

Dass die *Asterias* nach starker dorsaler Reizung Fluchtbewegungen macht, die Füßchen vorstreckt, auf starke ventrale Reizung im Gegentheil mit Abwehrreflexen antwortet, die Füßchen retrahirt und die Ambulacralfurchen verengt und verschließt, erscheint durch die äußeren Lebensbedingungen des Thieres genügend motivirt. Denn gegen einen Angriff von oben wäre ausgedehnte Retraction der Füßchen unten nutzlos, die Flucht kann retten; wogegen ein Angriff vom Boden aus durch Extension der Füßchen nur erleichtert würde wegen Oberflächenvergrößerung, falls die Flucht nicht schnell ist (p. 77). Dass überhaupt bei localer dorsaler Reizung eine schnell vorübergehende ganz locale Retraction eintritt, kann sehr wohl nur eine Mitbewegung, eine Begleiterscheinung sein, da die dorsalen, subcutanen sensorischen Nervenfasern ebenfalls durch Verbindungsfasern mit dem Radialmark zusammenhängen müssen; sonst könnte nicht bei abgeschnittenen acentralen *Asterias*-Radien dorsale Reizung die Retraction bewirken (p. 47). Der Beweis dafür, dass dagegen die Extension nach dorsaler Reizung centralen Ursprungs ist, wird geliefert durch ihr Ausbleiben bei so isolirten Strahlen (p. 55), wenn nicht durch Schnitt, Stich oder elektrisch das Radialmark selbst oder die Ampullen gereizt werden (S. 58).

Dasselbe gilt für die Extension nach starker ventraler Reizung; denn diese tritt 1) überhaupt im acentral isolirten Strahl nicht, 2) im

intacten Thier in den ungereizten Radien zuerst ein. Also muss die ventrale Erregung centripetal wandern, ehe die Ampullen ihre systolische Thätigkeit beginnen. Dabei ist der Unterschied zwischen *Luidia* und *Asterias* noch zu erklären. Jene reagirt sehr bald mit Extension auf starke ventrale Reize, diese zunächst mit irradiärer Retraction und erst nach wiederholter Reizung mit Extension. Höchst wahrscheinlich rührt dieses her von einer größeren Abhängigkeit des Radialmarks vom Nervenring bei *Asterias*, während die agile *Luidia* mit ihrem Ambulacragehirn die Peripherie schon besser beherrscht, so dass sie auch dem ventralen Angriff durch die Flucht sich entziehen kann vermöge ihrer großen locomotorischen Behendigkeit. *Asterias* kommt viel langsamer von der Stelle. Jedenfalls liegt kein Grund zur Annahme einer principiellen Verschiedenheit der beiderseitigen nervösen Mechanismen vor.

Die localisirte und irradiäre Retraction nach centraler dorsaler oder ventraler Reizung bedürfen zu ihrer Erklärung keiner Hilfs-hypothese, da im Centrum wie an der Peripherie das subcutane Nervennetz und statt des Radialmarks die Commissuren des Nervenrings vorhanden sind.

Die allgemeine Extension nach starker centraler Reizung kann durch directe Reizung der motorischen Ganglienzellen des Nervenrings, welche die POLY'schen Blasen und Ampullen durch ihre centrifugalen Impulse zur Entleerung bringt, zu Stande kommen.

Das nervöse Schema gestaltet sich demnach, wenn alle weiteren Complicationen fortbleiben, und nur die bis jetzt gefundenen That-sachen mit einander in Zusammenhang gebracht werden sollen, folgendermaßen:

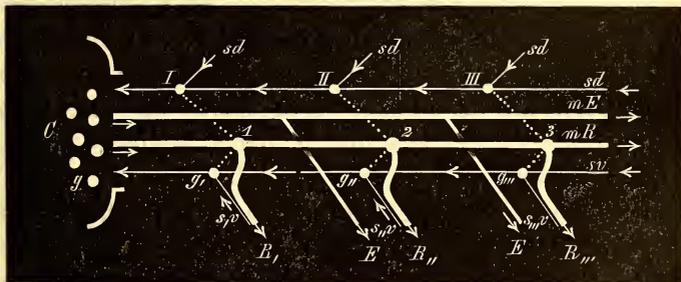


Fig. 7.

C ist ein Knotenpunkt des Nervenrings (Ambulacragehirn), wo das Radialmark (Ambulacrarrückenmark) entspringt. Die breiten Striche bezeichnen die centrifugalen motorischen, die dünnen die

centripetalen Nervenbahnen und zwar *sd* (sensorisch-dorsal) die vom dorsalen Integument kommenden im subcutanen Nervennetz, *sv* (sensorisch-ventral) die von den Ambulacralfüßchen und der Ambulacrarinne kommenden, *mR* die dahin gehenden Fasern (motorisch *m*, Retraction *R* bewirkend), *mE* die an die Ampullen gehenden Zweige (motorisch *m*, Extension *E* bewirkend). Die die Ganglienzellen verbindenden Fasern sind punktirt. Diese intergangliösen feinsten Fäserchen leiten nur von sensorischen Ganglienzellen zu motorischen oder zwischen 2 sensorischen oder zwischen 2 motorischen, nicht aber von motorischen zu sensorischen.

Die Frage, ob von den sensorischen Ganglienzellen Fasern an subdorsale motorische Ganglienzellen gehen, welche die Erhebungen, Schrumpfung, Einkerbungen des dorsalen Integuments, namentlich bei *Luidia*, mittels besonderer motorischer Fasern ermöglichen könnten, habe ich nicht untersucht, daher solche Bahnen in das Schema nicht aufgenommen. Dass aber weiter nach dem Rücken bis in die Paxillen und Chromatophoren reichende centrifugale Nerven Zweige vorhanden sein müssen, ist gewiss. Ich habe Veränderungen beider nach künstlicher Reizung, wie ohne solche, eintreten gesehen, welche ihre Existenz nothwendig erscheinen lassen.

Es ist nun mittels des Schemas nicht schwer sämtliche That-sachen in Zusammenhang zu bringen, welche im Obigen als Ergebnisse der Reizversuche sich herausgestellt haben.

Dorsale locale Reizung bewirkt localisirte Retraction, weil die Erregung durch *sd* z. B. in die sensorische Ganglienzelle *II* und von dieser in die motorische Ganglienzelle *2* und von da in die motorischen retractilen Fasern des Füßchens *R*, geht.

Irradiirt die dorsale Reizwirkung, so ist Extension die Folge, weil die Erregung von *sd* aus centripetal von *II* durch *I* nach *C* geht und daselbst einen centralen Impuls veranlasst, welcher dann centrifugal durch die motorischen Bahnen *mE* eine allgemeine Entleerung der Ampullen in die Füßchen hinein bewirkt, *E*, d. h. Extension der letzteren.

Locale ventrale Reizung hat zunächst eine örtliche Retraction der Saugfühler zur Folge, weil die Erregung durch *s,v* nach der sensorischen Ganglienzelle *g*, und von da nach der motorischen Ganglienzelle *2* fortgepflanzt wird; von dieser geht der motorische Impuls in das Füßchen zurück durch die Muskelnervenfasern *R*,. Es kann aber auch die Erregung von *g*, centripetal über *g*, in das Centrum gehen, und von da aus erst vermittels der Bahn *mR* die

locale Retraction bewirken, ähnlich wie beim localisirten Reflex der Wirbelthiere. Bei *Luidia* ist dieser Umweg die normale Reflexbahn, da am resecirten *Luidia*-Strahlstück die ventrale locale Reizung keine entschiedene Retraction zur Folge hat.

Irradiirt die ventrale Reizwirkung, so ist bei *Asterias* Retraction die erste Folge, weil die Erregung, wenn sie stark ist, von 2 nach 3 und dadurch nach R_{III} geht: centrifugale Irradiation von einer motorischen Ganglienzelle auf ihre Nachbarin. Zugleich oder wenig später geht die Erregung von g_{II} nach g , und von da nach 1 und R_1 : centripetale Irradiation von einer sensorischen Ganglienzelle auf ihre Nachbarin. Ist der Reiz sehr stark und wird er wiederholt, so tritt bei *Asterias* spät, bei *Luidia* sehr bald, außer der lokalen Retraction, eine allgemeine Extension der Füßchen ein, weil die Erregung von s_{IV} durch g_{II} und g , weiter centripetal nach C geht und daselbst in den sensorischen und motorischen Ganglienzellen g in einen centromotorischen Impuls für die Ampullarnerven mE umgesetzt wird. Dieser geht in die E -Bahnen und bewirkt Contraction der Ampullen, somit Füllung, Schwellung, Extension der Ambulacralfüßchen.

Alle diese mit den physiologischen Befunden von mir und den histologischen von HAMANN im Einklang stehenden Annahmen gelten ebenso für die centrale, dorsale und ventrale, starke und schwache, Reizung *mutatis mutandis* ohne Hilfshypothesen, da für die irradiirende Retraction nach centro-ventraler Reizung die Bahnen mR , für die Extension vom Centrum aus die Bahnen mE verfügbar sind. Es ist aber wegen der Kleinheit der Ganglienzellen und der technischen Schwierigkeiten, welche die Isolirung der nervösen Elemente des Nervenringes und Radialmarks bei Asteriden bietet, nicht wahrscheinlich, dass die physiologischen Postulate von der mikroskopischen Untersuchung sich bald als morphologisch vollkommen zutreffend werden erweisen lassen. Mehr ist von feinerer Localisirung des Reizes an großen Seesternen, und zwar des mechanischen (mit Insectennadelspitzen) zu erwarten.

Das Sich-anheften.

Der Mechanismus des Ansaugens der Pedicellen am Boden, an Felsen oder an beweglichen festen Körpern im Wasser ist durch die histologischen Untersuchungen von HAMANN klar geworden und wahrscheinlich für alle Asteriden derselbe, wie ihn R. SEMON (Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, 16. Bd. 1883. p. 595, Taf. 26 Fig. 14) für Holothurien beschrieben hat.

Beginnt *Asterias*, *Echinaster*, *Luidia*, *Ophidiaster* sich anzuheften, so werden zuerst mehrere Pedicellen stark extendirt und schon während der Füllung derselben mit Wasser vom Wassergefäß die Endplatte mit dem muskelfreien Ringwulst gegen die Wand — eine Glasplatte eignet sich am besten zur Beobachtung — gedrückt. Jetzt zieht sich durch Contraction der longitudinalen Muskelfasern in der Wandung des terminalen Wassergefäßes die Endplatte zurück, während der überstehende Rand luftdicht an der Wand haften bleibt, da er nicht mit zurückgezogen wird, während die Platte wie ein Stempel in einer Spritze zurückgeht und der Wasserdruck sammt dem Luftdruck von außen auf das Füßchen wirkt. Es entsteht also ein kleiner luftleerer oder luftverdünnter, mit Wasserdampf erfüllter Raum am Ende des Saugfüßchens, dessen Grenzen man namentlich bei *Luidia* und *Asterias glacialis* mit bloßem Auge durch die Glaswand hindurch leicht erkennt. Begrenzt ist derselbe durch die Glaswand (oder den festen Körper, dem der Seestern adhärirt), die dieser parallele Endplatte oder Saugplatte und den diese umgebenden Rand (den »Hautwall«, »Ringwulst« oder »peripheren Epidermiswall«). So fest saugt sich *Asterias* auf diese Weise an, dass man bei frischen Exemplaren nicht ohne Zerreißung der Füßchen das Thier von der Haftfläche abnehmen kann, wenn man es nicht vorher durch mechanische Reizung — Klopfen, Hin- und Herschieben oder Schütteln —, durch verdünnte Säuren, warmes Wasser oder elektrische Schläge zur Entspannung veranlasst hat. Die letztere kommt dadurch zu Stande, dass das Wasser im Wassergefäß von innen gegen die Endplatte vorgestoßen wird, so dass der leere Raum verschwindet und nun das Saugfüßchen, im Inneren demselben Drucke wie von außen ausgesetzt, nicht mehr adhärirt.

Den Beweis für die Richtigkeit dieser Darstellung liefert ein einfacher Versuch, den ich oft mit *Asterias glacialis* anstellte. Lässt man diese im Wasser an eine große Glasplatte sich anheften, indem man sie darauf legt, so kann man nach 1 bis 2 Minuten Platte und Thier herausnehmen und umkehren, ohne dass letzteres abfällt. Die Füßchen werden durch das Gewicht des Thieres enorm gedehnt, können aber Anfangs nicht leicht abgelöst werden, weil das Wasser vom Thiere fortwährend abtropft und der Luftdruck, der Entspannung entgegenwirkend, wegen der Dehnung der Pedicellen nicht mehr überwunden werden kann. Daher bleibt das Thier in der Luft mit der Dorsalseite nach unten mehrere Minuten hängen (auch über eine Viertelstunde), so lange die erforderliche Anzahl Saug-

füßchen — oft nur noch ein halbes Dutzend — haftet. Schließlich versagen die letzten wahrscheinlich durch beginnende Austrocknung und die sich summirende Wirkung des Zuges, welche um so mehr zunehmen muss, je mehr Füßchen nach und nach versagen. Neue werden zwar unvollständig ausgestreckt, können sich aber nicht ansaugen, weil fortwährend Wasser abtropft, die Wassergefäße also nicht mehr genug enthalten, um die Füßchen gegen die Glasplatte zu stemmen. Drückt man das Thier absichtlich von unten gegen die horizontale Glasplatte, so kann es daher nur Anfangs noch einige neue Füßchen vorübergehend anheften, ein Beweis, dass es nicht allein sein in der Luft relativ größeres Gewicht ist, welches die Anheftung erschwert. Doch steht dieses in erster Linie, denn auch die frische, wasserreiche *Asterias* saugt sich nur dann leicht an Glasplatten in der Luft fest, wenn sie auf dieselben gelegt wird. Im Wasser findet aber in jeder beliebigen Lage und Stellung die Anheftung leicht statt, weil der Unterschied des specifischen Gewichtes des Thieres und des Wassers nur klein sein kann.

Der beschriebene Versuch zeigt auch, wie groß die Kraft der Pedicellen sein muss, da so wenige im Stande sind, in der Luft das ganze Thier zu halten. Wiegt es z. B. 250 g und haften noch 5 Füßchen an jedem Strahle, so kommen 10 g auf jedes; da aber auch 2 Füßchen an jedem Strahle noch eben den Körper tragen können, so kommen 25 g auf jedes.

Man kann auch die Kraft, mit welcher die Füßchen sich unter Wasser ansaugen, dadurch messen, dass man Kork dorsal an die Radien befestigt und zusieht, in welcher Tiefe unter dem Wasserspiegel die Anheftung dann versagt. Dasjenige Gewicht, welches das Emporsteigen desselben Korkstückes aus derselben Tiefe eben verhindert, entspricht dann annähernd jener Kraft. Der Ausführung solcher Versuche steht aber die Eigenschaft der Seesterne entgegen, vermöge der sie ihren Standort meistens verlassen, wenn (z. B. durch Anbringen von Kork an der Dorsalseite) ein Zug nach oben ausgeübt wird. Es war eine Ausnahme, dass einmal eine große *Asterias glacialis*, welcher ich je ein Korkstück an dem Ende jedes der 5 Radien mit je einem Kautschukring angebracht hatte, und welche ich dann mit der Ventralseite oben schweben ließ, nachdem sie an die Wand getrieben war und sich daselbst angeheftet hatte, durch weiteres Anheften unter Wasser es successive dahin brachte, mitsammt den 5 Korkstücken abwärts zu kriechen und schließlich, mit dem Rücken oben, in einer Ecke des Bassins auf dem Boden sich über

Nacht zu halten. Die Korkstücke waren zu klein im Verhältnis zur Masse des Thieres.

Dass unter allen Umständen beim Anheften der Füßchen, sowohl im Wasser, als auch in der Luft, Wasser in denselben verbleiben muss, sie somit nicht im völlig retrahirten Zustande sich ansaugen können, ergibt sich aus dem Vorigen und den Beobachtungen von HAMANN und SEMON an Holothurien von selbst. Das folgende nach den Schnitten beider Forscher entworfene Schema dient zur Veranschaulichung auch bei Asteriden.

W ist das Lumen des Wassergefäßes, *M* die muskulöse Wandung desselben, *B* Bindegewebe, *P* der Ringwulst, Hautwall oder muskelfreie periphere Epidermiswall, *H* die Epidermis, *E* die Endplatte, *R* der leere Raum, *G* die Haftfläche. Wenn nun alles Wasser aus *W* in der Luft abgetropft ist, wird *W* sichtbar kleiner und durch den Luftdruck von außen zwar *P* gegen *G* gedrückt, dieser Druck aber von dem Zuge (Gewicht des Thieres) schließlich übercompensirt.

Dann haftet das Füßchen nicht mehr; es reißt förmlich schnellend ab. Wenn unter Wasser der Wasserdruck in *W* erheblich unter den Werth des Druckes außerhalb sinkt, also wenn *W* entleert wird, muss ebenfalls *R* verschwinden (wegen der Nachgiebigkeit von *P*), und wenn endlich derselbe über letzteren steigt, desgleichen, weil *E* sich dann vorschiebt, so dass in den beiden letzterwähnten Fällen das Füßchen nicht mehr haften kann. Es ist also eine genaue Regulierung des Druckes im Wassergefäßsystem nothwendig für das Ansaugen. Der Regulierungsmechanismus fungirt ohne Betheiligung des centralen Nervenringes, da nicht nur, wie KRUKENBERG bemerkte, mit und ohne Basalansatz isolirte, sondern auch kleine periphere Radienstücke von *Asterias* sich von selbst fest an den Marmorboden und an Glas anheften, wie das von allen Strahlen abgetrennte Centrum (auch für *Luidia* gilt beides). Jedoch scheint, wenigstens bei *Asterias glacialis*, ein Radius mit seinem Antheil am Centrum, und noch mehr mit diesem und einem Nachbarcentrum, d. h. ein unicentrischer und ein bicentrischer Radius (Fig. 21, p. 100) isolirt, fester und anhaltender unter Wasser einer Glasplatte anzuhafte, als ein acentrischer, d. h. ein ohne irgend ein Stück des centralen Nervenfüßchens abgeschnittener. Der bicentrale isolirte Strahl ist darin auch dem unicentralen überlegen. Offenbar fehlt dem acentralen die nur

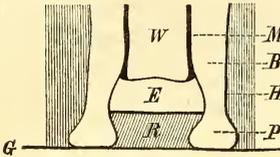


Fig. 8.

vom Centrum stammende Coordination beim gleichzeitigen Ansaugen vieler Füßchen, abgesehen von schädlicher Einwirkung des Aquariumwassers auf die Schnittfläche.

Auch am unversehrten Thier wird das Haftvermögen durch mancherlei Einflüsse beeinträchtigt.

Durch Erwärmung des Seewassers auf mehr als die (sehr seltene) maximale Temperatur des Wassers im Golf von Neapel, nämlich 27° , verliert sogar *Asterias* das Anheftungsvermögen. Zwar haften einzelne Individuen mit einem Theile ihrer Saugfüßchen noch fest bei $26,5$ bis $28,5^{\circ}$, aber nur kurze Zeit, und bei $33,0$ bis $34,5^{\circ}$ nicht mehr. Schon unterhalb dieser Grenzwerte versagt der Saugmechanismus bei *Asterina gibbosa* (31°), *Echinaster* (30°) und vollends bei *Luidia* (vgl. p. 63—72).

Auch die asphyktischen, im stagnirenden Wasser verweilenden Seesterne verlieren das Anheftungsvermögen, wie die Holothurien nach SEMON, welcher den Eintritt des Erstickungstodes an dem Aufhören des Haftvermögens der Füßchen erkannte, z. B. bei *Holothuria tubulosa* und *Cucumaria Planci*.

Ferner wird das Haftvermögen bei allen Asteriden nach meinen Beobachtungen sehr schnell abgeschwächt und dann aufgehoben durch minimale Mengen von Nicotin, bei *Asterias glacialis* schon in einem stark verdünnten seewässerigen Infuse von Cigarrentabaksblättern.

Überhaupt können alle chemischen Reizmittel, namentlich verdünnte Säuren, wenn sie die Saugfüßchen selbst treffen, diese des Vermögens sich festzusaugen, berauben.

Abgesehen von diesen die Gewebe direct schädigenden Einflüssen kommt für die Bethätigung des Haftvermögens noch die Beschaffenheit der Haftfläche in Betracht. Im Allgemeinen findet das Ansaugen um so leichter — mit fast allen Saugfüßchen — statt, je glatter die Fläche, also sehr leicht an einer Glasscheibe, gleichviel ob sie feststeht oder im Wasser suspendirt ist. Auch an einem winzigen Stück Holz oder Kork, ja an einem dünnen Kautschukring und sogar an einem Draht- oder Bindfadende, die an Kork befestigt im Wasser hängen, saugt sich *Asterias glacialis* mit merkwürdiger Leichtigkeit und Ausdauer fest, ohne diese flottirenden Gegenstände zu verlassen, ehe sie mit ihnen passiv an eine Wand getrieben ist und mit einem Strahle an dem festen Körper fest adhärirt. Verhindert man diese Annäherung, so bleibt sie tagelang an dem Korke schwimmend haften,

ohne sich jemals fallen zu lassen. Sowie die langen Tentakel am Ende der Radien aber nur einen Augenblick mit der Wand oder einem größeren schwimmenden Korkstück oder Holzspahn oder dem eingetauchten Finger in Berührung gekommen sind, heften sie sich fest und vermitteln oft in weniger als einer Viertelstunde die Übersiedlung durch Nachziehen der übrigen Saugfüßchen. Hierbei entfaltet *Asterias* einen erstaunlichen Gleichgewichtssinn und eine an die Turnkünste der Affen erinnernde, auch bei *Uraster* von ROMANES constatirte, Geschicklichkeit im Gewinnen des festeren Haltes. Dabei sah ich niemals eine *Asterias* fallen, selbst wenn 1 oder 2 Radien vorher abgeschnitten worden waren.

Es kann auch, jedoch selten, geschehen, dass ein Seestern sich an einen anderen festheftet. So sah ich wie ein *Echinaster* mit einem Radius vertical an eine Glaswand und mit zwei Radien an einen an derselben bereits adhären den *Chaetaster* sich anheftete; ein Radius des letzteren haftete vertical am Glase, ein anderer war horizontal frei umgeben; an diese beiden heftete *Echinaster* seine beiden freien Radien und hielt sich daran fest.

Dagegen habe ich niemals bemerkt, dass ein Seestern sich mit einem Strahl an einen anderen seines eigenen Körpers anheftete. Isolirte Radien habe ich nicht dazu bringen können, dass sie sich an einander oder an die Thiere, von denen sie abgelöst waren, anhefteten. Die Saugfühler werden zwar ausgestreckt, aber nach Bewegungen, welche wie Tastbewegungen aussehen, anderswohin auf Neue extendirt, bis eine passende Haftfläche gefunden ist; jedenfalls eine merkwürdige und sehr zweckmäßige noch zu erklärende Reflexhemmung. Man kann sich vorstellen, dass die periphere Erregung der sensorischen Pedicellennerven durch die Berührung des Nachbarradius zu oft im Leben des Stammes sich als schädlich erwies, wenn Ansaugen darauf folgte, und nach und nach immer mehr unterblieb. Denn ich habe stets gefunden, dass Asteriden mit ihren Tentakeln zwar ungemein eifrig fremde Körper, nicht aber den eigenen berühren, und wenn man sie dazu zwingt, sich schleunig wieder ausstrecken, so dass kein Theil den anderen berührt, falls es nicht zur Befreiung aus einer Zwangslage vorübergehend nothwendig wird.

Das Kriechen.

Durch die große Anzahl, das Haftvermögen und die Beweglichkeit ihrer Ambulacralfüßchen sind die Asteriden befähigt, in ver-

schiedener Richtung auf horizontaler Fläche zu kriechen und verticale Flächen hinaufzuklettern, falls der Saugmechanismus der Füßchen nicht rudimentär geworden oder die Füßchen der Radien überhaupt zurückgebildet sind. In diesem Falle, bei Ophiuren, vermitteln die Strahlen als solche die Locomotion, was auch für die Crinoiden gilt, während bei den Asteriden den Ambulacralfüßchen die locomotorische Function zufällt. Die Art der Vorwärtsbewegung ist demnach bei den eigentlichen Seesternen eine ganz andere, als bei den Schlangen- und Haarsternen. Jene kriechen und klettern ohne Unterstützung verticale Glaswände hinauf, schwimmen und springen aber niemals, obwohl sie vielerlei an akrobatische Kunststücke erinnernde äquilibrirende Bewegungen ausführen; die Ophiuren dagegen können nicht ohne Unterstützung und dann nur schlecht klettern, auch nicht schwimmen, aber viel schneller, als die Asteriden, durch Anstemmen, Vorschieben und Nachziehen ihrer Radien sprungweise vorwärts gehen, während die Crinoiden durch alternirendes Heben und Beugen, Senken und Strecken ihrer Radien nach oben und unten, ohne Raddrehung oder Wälzung nach links, rechts, vorwärts und rückwärts horizontal schwimmen können. Sie vermögen aber ebensowenig wie die Ophiuren ohne Unterstützung eine ganz glatte Fläche vertical emporzuklettern, so leicht es ihnen ist, an rauhen Felswänden hinaufzusteigen und sich an langen Zweigen im Wasser zu halten. Sie schreiten auf horizontalen Flächen vorwärts, indem sie alternirend links und rechts von der Richtung ihrer Locomotion einen Radius vorschieben, was wegen der Länge der Radien eine starke Beugung derselben benöthigt.

Was nun zunächst das Kriechen der Seesterne betrifft, so scheint es mit unwesentlichen, durch morphologische Verschiedenheiten bedingten Modificationen bei sämmtlichen von mir beobachteten Arten in derselben schon von TIEDEMANN richtig beschriebenen Weise vor sich zu gehen. Die mit Wasser vom Wassergefäßsystem gefüllten Pedicellen werden in der Richtung der Ortsänderung vorgestreckt und an den Boden geheftet, der Körper wird nachgezogen und dann die Einziehung der Füßchen bewerkstelligt; sogleich aber werden dieselben wieder extendirt und vorgeschoben und dieses Manöver wird wiederholt (so dass beim Vorrücken ein Theil der Pedicellen in der Extension, ein anderer in der Retraction begriffen ist), bis ein unübersteigliches Hindernis oder eine andere Hemmung zum Stillstand oder zur Richtungsänderung nöthigt.

„Auf einer ebenen Fläche bewegten sich die Seesterne ziemlich

schnell; ihre Bewegungen aber wurden langsam, wenn ich auf den Boden des Gefäßes einige Steine gelegt hatte, über welche sie fortschreiten mussten«, bemerkte TIEDEMANN richtig. Weicht der Seestern dem Hindernis aus, statt es zu übersteigen, so dreht er sich in der Regel nicht etwa um seine verticale Achse, er macht keine Raddrehung, sondern er ändert nur die Richtung der Extension seiner Füßchen, welche ihre pendelnden Bewegungen stets, so lange die Richtung der Vorwärtsbewegung constant bleibt, in einer durch diese gelegten verticalen Ebene ausführen. Nur die Tentakel am Ende der Radien und vielleicht die unmittelbar den Mund umsäumenden werden, während des Marsches, nach allen Richtungen bewegt, als wenn sie tasteten wie der Blinde mit seinem Stock. TIEDEMANN, in dessen trefflicher Abhandlung (s. oben p. 33) ich denselben Vergleich finde, sagt ausdrücklich: »Mittels der beim Fortschreiten nach vorn bewegten Tentakeln exploriren die Seesterne den Weg, den sie einschlagen, sowie die Gegenstände, welche ihnen aufstoßen.« Durch letztere, d. h. die Eindrücke, welche sie machen, indem sie die Tentakelnervenenden erregen, wird die Richtung unzweifelhaft wesentlich bestimmt. Dabei wird die augentragende Spitze mehrerer, oft aller Strahlen etwas nach oben gewendet. Doch ist es nicht richtig, dass allemal diese Umbiegung bei dem in der Marschrichtung zuerst fortschreitenden Radius vorhanden sei, wie HAMANN (p. 171, 177 a. a. O., s. oben p. 35) meint. Ich habe wiederholt *Astropecten pentacanthus* und andere Arten vorwärts schreiten sehen, welche nur die Spitzen der seitlichen Radien nach oben ein wenig umbogen. Im Allgemeinen trifft indessen die Angabe zu, dass die Fühler mit den auf der Ventralfläche gelegenen Augen nach oben gehalten werden, so dass die Augen nicht mehr nach unten sehen.

Die Locomotion des *Astropecten aurantiacus*, welche ROMANES ganz richtig mit einem Gehen auf Stelzen vergleicht, weicht insofern von der der *Asterias* ab, als das Ansaugen an den Boden, und damit das Nachziehen des Körpers, wegen der Rückbildung oder mangelhaften Ausbildung des Saugapparates der Pedicellen durch ein Heben und — nach der plötzlichen Entleerung und Einziehung der letzteren eintretendes — jähes Niedergehen des ganzen Thieres ersetzt wird, wobei aber ebenfalls die Coordination der vielen Hundert vollkommen gleichsinnig arbeitenden Füßchen bewundernswürdig ist.

Noch mehr tritt diese hervor bei der beweglicheren *Luidia*, welche längere Füßchen hat und wie *Astropecten* in der Luft auf

dem Tische, jedoch wegen der größeren Muskelarbeit langsamer, als im Wasser, einherschreitet. Dass dabei, ebenso wie es schon TIEDEMANN für *Astropecten* angiebt, die Ampullen sich füllen, wenn die Pedicellen sich entleeren und umgekehrt, ist nicht zu bezweifeln, die Geschwindigkeit, mit der dieses Wechselspiel abläuft, besonders bei den großen oft im Wasser auf dem Boden förmlich laufenden Individuen, merkwürdig.

Außerdem kann auch hier in jedem Augenblick ohne Rad-drehung die Richtung der Füßchenextension geändert werden, so dass die Progressionsrichtung eine andere wird. Diese Thatsache und die, dass die Füßchen beim geradlinigen Fortschreiten des ganzen Thieres fast alle (bis auf die peripheren tastenden Tentakelfüße) nur nach vorwärts und rückwärts weisen, somit in jedem Augenblick in jedem Strahle einen anderen Winkel mit der Längsachse des Strahles bilden, ist ein neuer Beweis für die weitgehende Coordination und centrale Beherrschung der Innervirung jedes Füßchens. Eine solche Leistung ist nur möglich durch ein schon hoch differenziertes Muskel- und Nervensystem und lässt ein fein ausgebildetes Muskelgefühl voraussetzen; denn es tritt bei der Änderung des Zieles nicht notwendig eine Torsion der Füßchen ein, welche auch hierin den Stelzen ähnlich bewegt werden.

Das Schema (Fig. 9 und 10) veranschaulicht diese Beweglichkeit und Dirigirbarkeit der *Luidia*-Füßchen:

Fig. 9 stellt einen *Luidia*- oder *Asterias*-Strahl von oben vor. Ein- und dasselbe Füßchen kann mit der Längsachse des Strahles schnell nach einander die Winkel von 0 bis 45°, von 45 bis 90°, von 90 bis 135°, von 135 bis 180° links-herum wie rechtsherum bilden. Dadurch wird es verständlich, wie die Seesterne, ohne sich zu drehen, nach jeder beliebigen Richtung horizontal fortschreiten und jeden Augenblick ihre Richtung, ohne sich zu drehen, ändern können, wie es Fig. 10 für *Luidia* erläutert. Es können alle Windrichtungen (hier *N*, *NO*, *O*, *SO*, *S*, *SW*, *W*, *NW*) nicht allein der Reihe nach rechts- und links-herum sofort eingeschlagen werden, sondern es kann auch sprungweise beliebig von irgend einer zu irgend einer anderen der Übergang stattfinden.

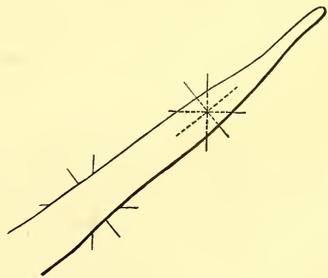


Fig. 9.

Die Geschwindigkeit der auf diese Weise vor sich gehenden Locomotion ist zwar im Vergleiche zu der schwimmender Fische eine geringe, im Verhältnis zu dem überall nur mit sehr kleinen Muskeln versehenen Bewegungsapparat aber immer noch überraschend groß, besonders bei *Luidia*.

Uraster rubens kriecht auf horizontaler Fläche in der Minute 5 bis 8 cm im Wasser, *Astropecten aurantiacus* ungefähr $2\frac{1}{2}$ cm in der Luft, aber zwischen 30 und 60 cm im Wasser (nach ROMANES). Ich sah *Astropecten pentacanthus* ebenso schnell vorwärts kommen, *Luidia* jedoch viel schneller. *Astropecten subinermis* dagegen ist

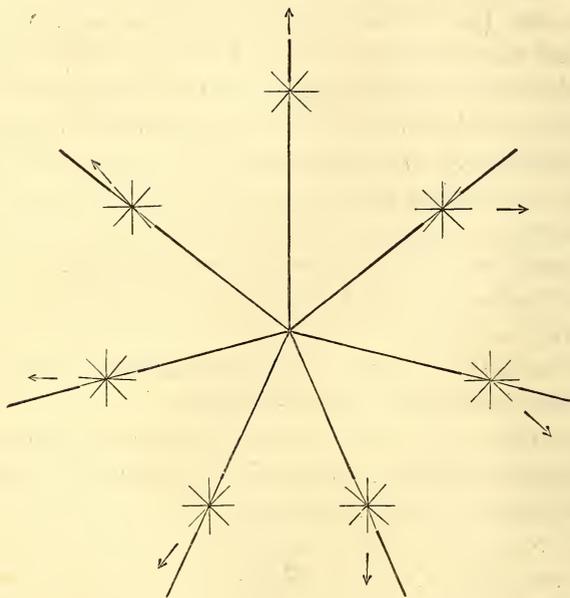


Fig. 10.

träger. *Asterias glacialis*, obwohl sich niemals so schnell bewegt wie *Luidia*, ersetzt den Mangel an langen Füßchen durch eine größere Zahl, da sie 4 Reihen in jeder Furche hat. Doch sah ich sie in locomotorischer Hinsicht nicht soviel leisten wie *Astropecten*. An verticaler Glaswand legte eine gigantische *Asterias glacialis* nach Reizung mit Schwefelsäure horizontal nur etwas über 10 cm in 1 Minute zurück. Am langsamsten sind die Seesterne mit verbundenen Strahlen, namentlich *Palmipes*, auch die kleine *Asterina gibbosa*, welche zwar oft, aber langsam den Platz wechselt; *Asterina Panceri* ist flinker.

Alle Seesterne kriechen auch dann noch in der beschriebenen Weise umher, wenn sie durch ausgedehnte Hautablösungen, Abtrennungen einzelner oder aller Radien, locale Quetschungen, Schnitte, Reizversuche und Vergiftungen geschädigt sind, vorausgesetzt, dass ihnen eine zur Locomotion hinreichende Anzahl von Pedicellen mit dem zugehörigen Nerv-Muskelapparat verbleibt. Ein sehr großer *Astropecten* kroch nach Abtragung seines centralen dorsalen Integuments und eines Strahles ebenso weiter, als wenn nichts geschehen wäre, *Asterias* nach dem Ablösen aller Radien desgleichen. Was aber ROMANES für *Uraster* fand, dass die Durchtrennung des centralen Nervenrings mittels radiärer Schnitte *a* (Fig. 15 p. 94) oder des Radialmarks mittels basaler und peripherer transversaler Schnitte *c* (ebenda) die Locomotion verzögert und uncoordinirt macht, gilt ebenso für *Asterias* und *Astropecten*. Auch die einzelnen Radien kriechen vorwärts und rückwärts, jedoch ziellos, wenn sie ohne ein Stück der Centralscheibe abgetrennt wurden. VULPIAN bemerkt, dass bei *Uraster* die Bewegung nur selten von der Spitze zur Basis, meistens von der Basis zur Spitze verlaufe. Ich habe jedoch bei *Asterias glacialis* beide Richtungen häufig constatirt, wie ROMANES für *Uraster*, dessen isolirte Strahlen er auch ebenso schnell kriechen sah, wie das ganze Thier.

Es ist zu verwundern, dass ein so guter Beobachter wie TIEDEMANN dieses übersah und erklärt, die abgetrennten Stücke äußerten noch lange Zeit nach der Abtrennung Empfindlichkeit und Contractilität; aber es fände kein Fortschreiten der einzelnen Stücke statt. Bei *Astropecten* geschieht es allerdings in der Regel nicht so bald wie bei *Asterias*, deren mit und ohne Basaltheil isolirte Radien und Radienmittelstücke auch KRUKENBERG (1881) sich noch tagelang fortbewegen sah.

Aus dem Umherkriechen kleiner resecirter Stücke von *Asterias glacialis* und *tenuispina* folgt, dass zur Locomotion schlechthin der centrale Nervenring nicht erforderlich ist, aus der dann mangelhaften Coordination und öfters von mir bemerkten Trägheit aber, dass die Coordination nur durch das Centrum perfect wird.

Bei Ophiuren zeigt sich diese Abhängigkeit der Peripherie vom Centralorgan noch deutlicher.

Ohne Centraltheil abgetrennte Radien der Ophioglyphen, Ophiomyxen und Ophiodermen kriechen überhaupt nicht — wegen Mangels an Pedicellen — sie winden sich nur schlangenförmig, aber uncoordinirt, und die von allen 5 Radien befreite Scheibe kriecht nur lang-

sam von der Stelle im Vergleich zu der großen Geschwindigkeit, mit der sie im intacten Thier vorwärts bewegt wird. Der mit dem zugehörigen Centraltheil durch die radiären Schnitte *a* und *b* (Fig. 14) isolirte *Ophioderma*-Strahl kann aber, wie auch KRUKENBERG wahrnahm, nachdem er Anfangs ungeordnete Bewegungen ausgeführt hat, wie der vierstrahlige Rest des Thieres sich windend von der Stelle bewegen, während der (wie die 4 Strahlen in Fig. 13) basal abgeschnittene Radius desselben Individuums schnell abstirbt.

Die normale Locomotion der *Ophioglypha* geschieht in der Weise, wie sie ROMANES für den nordischen *brittle-star* beschrieb. Zuerst wird ein Radius in der Progressionsrichtung geradeaus vorgestreckt, während die beiden Nachbarradien gleichzeitig sich ebenfalls vorschieben, aber nur um sogleich wieder mit den Spitzen an den Boden sich stemmend und die Scheibe hebend nach hinten umzubiegen, dann strecken sie sich wieder vor u. s. f. Der vierte und fünfte Strahl werden nur nachgeschleppt. Nicht selten sieht man aber bei *Ophioglypha* gleichzeitig zwei Radienpaare vorgeschoben werden und sich gleichzeitig

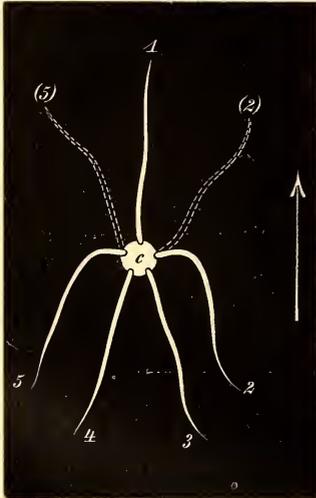


Fig. 11.

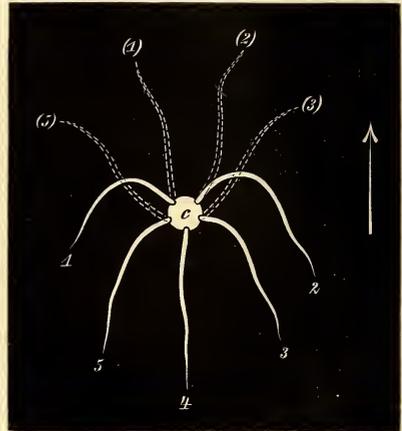


Fig. 12.

nach hinten umbiegen und gegen den Boden stemmen. Dann wird der fünfte Strahl allein nachgeschleppt und keiner kann als Taster dienen.

Die beiden Figuren veranschaulichen beide Arten der Progression für *Ophioglypha lacertosa*:

In Fig. 11 geht 1 zuerst vor, dann (5) und (2), während 3 und 4 ruhen, hierauf gehen gleichzeitig (5) und (2) in die Stellung 5 und

2 über, während *c* gehoben und mitsammt 1 nach vorn geschoben, das Radiuspaar 3 und 4 nachgeschleppt wird.

In Fig. 12 schiebt dasselbe Thier zuerst die Paare (1)(2) und (5)(3) vor, während 4 ruht, und biegt dann beide Paare nach hinten um, nur 4 nachziehend; *c* wird auch hier energisch gehoben und in der Richtung des Pfeiles vorgeschoben.

Die Fortbewegung geschieht also sprungweise; doch habe ich sie so ausgeprägt nur bei *Ophioglypha* gesehen. Die anderen 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. So *Amphiura*, *Ophiactis*, *Ophiothrix*, *Ophiomyxa*. Am nächsten steht die *Ophioderma* der *Ophioglypha* auch bezüglich der Geschwindigkeit (welche für letztere nach ROMANES gegen 2 m in der Minute beträgt), dann *Ophiomyxa*. Beide können trotz der außerordentlichen Radiuslänge in ähnlicher Weise wie die *Ophioglypha* (nur weniger deutlich hüpfend) ruckweise vorwärts kommen, und zwar auch in der Luft auf dem Tische wie im Wasser, jedoch hier wegen des Gewichtsunterschiedes langsamer.

Alle Locomotionen, wie überhaupt alle coordinirten Bewegungen, erlöschen bei Ophiuren sofort, wenn man mit einer Nadel ohne Ver-

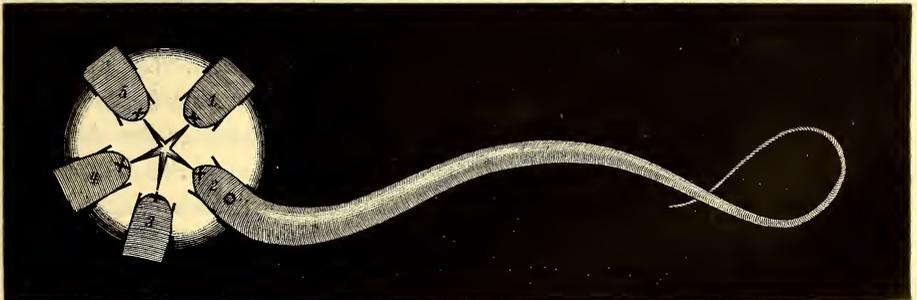


Fig. 13.

letzung des dorsalen Integumentes die 5 Ecken des centralen Nervenfünfecks, also die Anfangspunkte der 5 Radialstränge durchsticht, indem man die Nadel ventral gerade da einführt, wo die 5 Ecken der Mundöffnung auslaufen, bei den Kreuzen 1, 2, 3, 4, 5 der Fig. 13.

Dann kann das Thier nicht mehr wie früher vorwärts gehen, macht mit allen 5 Strahlen windende Bewegungen und kommt leicht auf den Rücken zu liegen. Eine so »enthirnte« *Ophioderma* kann

nicht einmal in der gewöhnlichen Stellung horizontal liegen bleiben, zwar noch, wenn 1, 2, 3 oder 4 Radien kurz abgeschnitten wurden (wie in Fig. 13), durch Windungen des letzten Radius den Platz wechseln, aber nicht coordinirt geradlinig, sowenig wie die abgetrennten Radien.

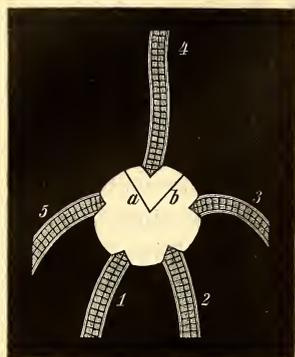


Fig. 14.

Wird dagegen an der unversehrten Ophiure durch 2 radiäre Schnitte *a* und *b* ein Radius von den anderen physiologisch separirt, wie in Fig. 14 angedeutet ist, dann kann die Locomotion ziemlich so vor sich gehen wie vorher, indem der nicht mehr dabei betheiligte Radius 4 nachgeschleppt wird.

Das Nervencentrum ist also nothwendig für die Locomotion, ein Theil kann aber in dieser Weise ausgeschaltet werden, ohne sie erheblich zu stören.

Das Klettern.

Durch die eigenthümliche Art der Ansaugung an festen Körpern, und die dadurch ermöglichte Locomotion, sind die Asteriden im Stande vollkommen verticale, glatte Flächen unter Wasser meterhoch emporzuklimmen und sich oben stundenlang anzuheften.

So habe ich häufig *Asterias*, *Luidia*, *Echinaster*, *Chaetaster*, *Ophidiaster*, *Astropecten pentacanthus* und *bispinosus*, *Asterina gibbosa* und *Panceri*, *Palmipes* die perpendiculären Glaswände großer Aquarien hinaufklettern und sich oben festhalten sehen. Sie kommen in derselben Weise sich successive an neuen Stellen ansaugend, fast wie bei der gewöhnlichen horizontalen Locomotion, nur langsamer, wieder herab, und zwar auch dann, wenn ihnen einige Radien abgeschnitten worden sind. Die geringere Geschwindigkeit ist durch die Nothwendigkeit eine große Anzahl Pedicellen zum Festhalten zu verwenden, bedingt, während andere sich extendiren und retrahiren.

Auch an dünnen Stäben, Drähten, und Fäden, welche kaum den Durchmesser einer Ambulacalfurche haben, klettern *Asterias*, *Asterina*, *Ophidiaster* leicht empor und halten sich daran fest.

Besonders die (oben p. 36) erwähnte Stellung sieht man in großen Behältern häufig bei *Echinaster*, *Asterias glacialis* und *tenuispina*, *Luidia*, *Astropecten*, *Ophidiaster*, wobei, wie es auch ROMANES

bei *Uraster* sah, die Mehrzahl der Radien mit der Ventralseite nach oben frei unter dem Wasserspiegel sich befinden kann, ein für die Anstellung zahlreicher physiologischer Versuche unschätzbare Umstand, da das Thier ohne Umlegung, ohne Berührung, gereizt und genau beobachtet werden kann. Es macht nicht selten, ohne künstlich gereizt worden zu sein, wahre Turnübungen, besonders die 7-, 8- oder 9-strahlige *Asterias tenuispina*, beim Abwechseln der 3 oder 4 noch zum Haften verwendeten Radien. Aber auch *Astropecten aurantiacus* muss ich den kletternden Seesternen zuzählen, obwohl er sich nur schwer anheftet. Denn ich sah ein frisches Exemplar mittlerer Größe an ganz glatter concaver Glaswand vertical emporklettern und sich mehrere Centimeter über dem Boden halten, und ein anderes sehr großes Exemplar sah ich ebenfalls einige Centimeter über dem Boden an eine zwar nicht ganz glatte, aber fast senkrechte Felswand sich anheften und daselbst trotz des großen Gewichts halten. Oft sieht man *Astropecten* nur auf zwei Radienenden gestützt an glatten verticalen Glaswänden haften, ohne dass er freilich an diesen emporsteigt und sich an ihnen ohne Stütze hält, wie *Astropecten pentacanthus*. Jedenfalls kann *A. aurantiacus*, wie ROMANES bemerkt, deshalb nur schlecht klettern, weil seine Füßchen sich nur unvollkommen anzusaugen vermögen. Nichtsdestoweniger kann dieses Thier in mannigfaltiger Weise wie ein Akrobat, z. B. auf Kork oder auf einer kleinen im Wasser hängenden Glasplatte, sein Gleichgewicht behaupten. *Asterias* leistet aber darin begreiflicher Weise mit seinem sehr leistungsfähigen Saugapparat und seinen vier Füßchenreihen in jedem Strahle viel mehr.

Selbst nach der Ablösung zweier oder dreier Radien bleibt *Asterias glacialis* an einer vertical mitten im Wasser aufgehängten Glasplatte haften und klettert überall auf derselben umher, bei Tage und bei Nacht, desgleichen auf einer schwimmenden Korkplatte, an der sie schließlich ruhig haften bleibt, falls man deren Annäherung an einen festen Körper verhindert.

Diese erzwungene Ruhe ist durchaus nicht der angeborenen Sesshaftigkeit vieler Echinodermen (*Luidia* und *Astropecten*, auch *Comatula*) zuzuschreiben, vermöge welcher sie z. B. mehrere Tage und Nächte ohne Unterbrechung, oft halb im Kies eingeschart, an einer und derselben Stelle verharren. Denn sowie im vorliegenden Falle Gelegenheit zum Ortswechsel gegeben ist, wird sie benutzt (p. 83), und auch die an steiler, fester Glaswand hoch über dem Boden haftenden Asteriden bleiben daselbst niemals längere Zeit.

Dasselbe gilt für isolirte mit und ohne die zugehörigen Centrum-antheile abgetrennte Radien. Solche von *Asterias glacialis* und *tenuispina*, von *Ophidiaster*, von *Luidia*, auch (nach ROMANES) von *Uraster* abgelöste Strahlen klettern



Fig. 15.

gerade so glatte verticale Glasflächen empor, wie die unversehrten Thiere und wie die von den Radien ganz befreite Scheibe. Dabei fand ich, dass die mit Centrum (Fig. 15 a) wie die ohne (Fig. 15 c) abgeschnittenen Radien hinauf- und hinabklettern bei *Luidia*, *Asterias*, *Ophidiaster* u. z. bald mit dem Basalende, bald mit dem Tentakelende vorn. Auch klettern solche Stücke am schwimmenden Kork oft

lange Zeit herum, wenn sie von frischen lebenskräftigen Individuen stammen und vorher keiner Schädlichkeit ausgesetzt wurden.

Aus diesen Thatsachen folgt, dass man Seesterne durch Durchschneiden der Radialstränge in verschiedener Weise verstümmeln kann, ohne dass sie ihr Klettervermögen verlieren, da die einzelnen Stücke klettern. Für *Uraster* muss dasselbe gelten, da er, wie ROMANES fand, noch klettert, wenn allen 5 Radien das Radialmark in der Mitte durchtrennt wurde. Aber bei meinen viel weiter getriebenen Durchschneidungen und Resectionen mit Verletzung des Centrum klettert *Asterias* ebenfalls, nur nicht mehr coordinirt.

Bei Ophiuren kann schon wegen des Mangels an Füßchen an den Radien, wegen der geringen Anzahl derselben an der Scheibe und wegen des mangelhaften Anheftungsvermögens, von einem Klettern ohne Unterstützung keine Rede sein. Sowie aber eine fast lothrechte Felswand, eine unebene steinerne Fläche von ihnen erreicht wird, machen sie oftmals erfolgreiche Versuche, und die kleineren Arten, die Amphiuuren, auch *Ophiothrix*, können durch Adhäsion ihrer langen sich unermüdlich windenden Strahlen bedeutende Höhen erreichen, und die größeren, namentlich *Ophiomyxa* und *Ophioderma*, klettern häufig aus flachen Schalen über die steilen Ränder hinüber auf den Tisch oder auf die Außenseite, von der sie dann herabfallen, sowie der hakenförmig über den Rand gebogene, den letzten Halt gewährende Radius versagt.

Ferner sah ich noch eine eigenthümliche Methode des Kletterns bei *Ophiomyxa*, und nur bei dieser, verwirklicht. Sie zwingt sich

mit ihrer weichen Scheibe zwischen zwei senkrechte Flächen — ein großes Becherglas nahe an der Wand — rückt mit 2 Radien die Scheibe hinauf, und bewirkt durch starke Reibung der 3 anderen und der Dorsal- und Ventralseite des Körpers eine mehrere Centimeter betragende Aufwärtsbewegung, so dass die Anfangs nur stützenden 2 unteren Radien mit emporgehoben werden können und nun das Thier sich buchstäblich festgeklemmt hat. Beim Entfernen des Glases fällt es von der Wand ab.

Endlich ist noch zu erwähnen, dass langstrahlige Ophiuren auch dadurch vom Boden mehrere Centimeter hoch an der Wand sich erheben können, dass sie bereits in verticaler Stellung befindliche Asteriden umwinden und, an deren nicht fest anhaftenden Radien sich haltend, senkrecht emporsteigen. So *Ophioderma* an *Chaetaster* (Fig. 16).

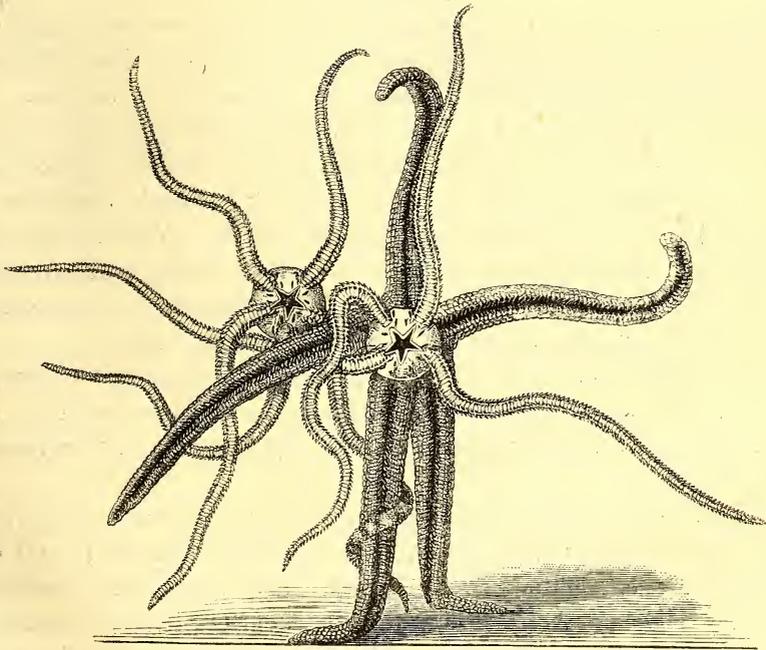


Fig. 16.

Die eine *Ophioderma* hat einen Radius um einen stützenden Radius des vertical an der Glaswand haftenden *Chaetaster* gewunden und steigt hinauf, die andere (nur vierstrahlig) ist bereits in ähnlicher Weise emporgeklettert, und wird förmlich von dem *Chaetaster* gegen die Wand gedrückt.

Die aus allen diesen Beobachtungen hervorgehende starke Tendenz der Seesterne und Schlangensterne nach oben kann nicht auf Luftmangel, Nahrungsmangel, Temperatur- oder Strömungs-Änderungen, auch nicht auf Lichtsucht zurückgeführt werden, denn das Emporklettern geschieht ebenso wo diese Gründe fortfallen. Wahrscheinlich veranlasst irgend eine Eigenthümlichkeit des Bodens oder gerade der Stelle desselben, wo das Thier sich befindet und welche zum Ansaugen oder zum längeren Verweilen ungeeignet geworden, zum Hinaufsteigen. Doch können auch Parasiten, welche ich oft in den Ambulacralfurchen bei *Luidia* u. a. fand, zur Flucht nach oben veranlassen, indem die durch diese bedingten Reize als von unten kommende dem horizontalen Boden zugehörig erscheinen könnten.

Die Selbstwendung.

Selbstwendung nenne ich den Vorgang, durch welchen ein Thier ohne fremde Unterstützung die ihm angepasste (natürliche) Haltung einnimmt, nachdem sie durch äußere Kräfte verändert worden. Im Besonderen bezeichnet der Ausdruck die Zurückwendung eines Thieres aus der ungewöhnlichen Rückenlage in die gewöhnliche Bauchlage. Die geburtshilfliche Verwendung des Wortes (*versio spontanea s. naturalis*) thut dieser Bedeutung keinen Eintrag. VULPIAN schreibt den Thieren eine *tendance à l'attitude normale* zu, ohne etwas Anderes als die Thatsache mit dieser Formel zu bezeichnen. Er untersuchte sie bei Fröschen und Seesternen bereits im Jahre 1859.

Eine Erklärung der schon im Alterthum bekannten Selbstwendung der Seesterne ist aber bis jetzt nicht gegeben worden. Ich habe daher dieser merkwürdigen Bewegung besondere Aufmerksamkeit gewidmet.

Zunächst ist, entgegen der Meinung, als wenn Seesterne in jeder Lage eine Tendenz zur gewöhnlichen Haltung (*Attitude*), mit der Dorsalseite oben, hätten, zu constatiren, dass sehr häufig Asteriden sich aus eigenem Antriebe in die umgekehrte Stellung versetzen, partiell und total (vgl. p. 36). Nicht allein verharret *Asterias* stundenlang an der unteren Fläche schwimmender Korkplatten oder im Wasser horizontal aufgehängter Glasscheiben in der Dorsallage, sie wendet auch ohne obere Haftfläche das Centrum mit allen Radien in Gläsern von passender Größe nach oben, nur mit den Spitzen einiger Strahlen an der Wandung sich haltend. Eine 8-strahlige *Ast. tenuispina* kann sich mit 2 oder 3 Spitzen so halten, wie Fig. 17

zeigt. Die Mundöffnung liegt oben, dicht unter dem Wasserspiegel; 4 Radien sind frei. Auch *Asterina* wendet sich in langen horizontalen Glasröhren im Wasser beim Hin- und Herkriechen um und um, mit der Ventralseite bald oben, bald unten sich anheftend; und wenn bei der normalen Stellung die Röhre gerollt wird, bleibt sie unverändert haften.

Durch dieses Vermögen, (ähnlich wie die Stubenfliege an der Zimmerdecke) in der Dorsallage zu kriechen und sich in ihr zu halten, wird die Selbstwendung in die Ventrallage als eine nicht unter allen Umständen erfolgende eingeschränkt. Sie tritt aber jedesmal ein, wenn der Seestern mit der Dorsalseite auf den horizontalen Boden zu liegen kommt.



Fig. 17.

Wenn man da beliebige Seesterne noch so oft umlegt, kehren sie immer wieder zur Ventrallage zurück, wie auch die Echiniden (nach ROMANES' leicht von mir bestätigter Beobachtung). Man muss schon sehr viel Zeit aufwenden, um durch häufige Wiederholung des Umlegens nur Spuren von Ermüdung wahrzunehmen, wie bei Fischen, Fröschen und Käfern.

Die von mir geprüften Arten verhalten sich in dieser Hinsicht ungleich. Am leichtesten vollziehen die Ophiuren die Selbstwendung, was ich im Gegensatz zu KRUKENBERG'S Annahme, bei den Asteriden sei die Tendenz dazu stärker ausgeprägt, ausdrücklich hervorhebe. *Ophiomyxa* und *Ophioderma* drehen sich trotz der außerordentlichen Länge ihrer Strahlen nicht langsamer um, als *Ophioglypha*, und alle drei brauchen dazu nur ebensoviel Sekunden wie *Astropecten* und *Asterias* Minuten. Bezüglich der einzelnen Arten fand ich, dass je größer ein Seestern ist, um so länger in der Regel seine Selbstwendung dauert, aber die trägen *Ophidiaster*, *Chaetaster* und *Astropecten subinermis* brauchen, auch wenn sie nur etwa 12 Centimeter Durchmesser haben, mitunter eine Stunde zu einer Umdrehung oder Umwälzung; *Astropecten aurantiacus* und *pentacanthus* können in einigen Minuten mit der Operation zu Ende sein, verwenden aber oft eine

Viertelstunde darauf, desgleichen *Palmipes* und *Asterias glacialis*, *Uraster* (nach ROMANES) $\frac{1}{2}$ bis 1 Minute. Die 7-strahlige *Luidia* und *Asterias tenuispina* sind gewöhnlich, letztere schon wegen ihrer Kleinheit, schneller gewendet, *Asterina* noch schneller, namentlich *Asterina Panceri*. Die Ophiuren *Ophioglypha*, *Amphiura (Chiagei)*, *Ophioderma*, *Ophiomyxa*, *Ophiactis* brauchen 4 bis 20 Secunden zur Selbstwendung, *Ophiothrix* mehr.

Wenn während der Selbstwendung der Boden — etwa eine große Glasscheibe im Wasser — im Sinne derselben nur wenig geneigt wird, dann wird sie sehr beschleunigt. Die obigen Zeiten gelten außerdem nur für ganz frische, am Beobachtungstage dem Meere entnommene Exemplare. Die Energie der Selbstwendung, und auch die anderer Bewegungen, nimmt schon nach einem Aufenthalte von einem Tage im Aquarium merklich ab.

Ebenso schnell aber wie die unversehrte frische Asteride kann sich ein frisch abgelöster Radius derselben selbst wenden, bisweilen noch schneller als das ganze Thier, meistens aber nicht so schnell.



Fig. 18.

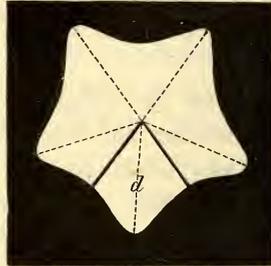


Fig. 19.

Schneidet man von *Asterias* einen Strahl (*a* Fig. 18) mit dem Ursprung seines Radialmarks ab, so wendet er sich um. VULPIAN fand diese Thatsache bei *Uraster* und bemerkte, dass die Pedicellen von der Spitze anfangend nach der Basis zu successivé an der Unterlage haften. Ich habe aber oft gesehen, dass die Füßchen einer Längsreihe fast alle gleichzeitig extendirt werden, auch bei basal abgetrennten Radien (*c* Fig. 18) von *Asterias* und *Astropecten*, welche sich ebenfalls selbst wenden, und zwar je nach der Lage, in der sie mit der Wendung beginnen, durch Füßchenbewegung von der Spitze zur Basis oder durch Umwälzung um die Längsachse; letztere tritt leicht ein, wenn der Strahl schon auf der Seite liegt, so dass die eine Pedicellenreihe, lateral extendirt, sogleich den Boden erreichen und sich da anheften kann. Auch dann wenden sich die *a*-Strahlen

(Fig. 18) von *Astropecten*, wie ich fand, wenn man ihnen die augentragende Spitze abgeschnitten oder sie reseziert hat, vollständig, oder höchstens den Basalthheil in der Dorsallage lassend. KRUKENBERG sah ebenfalls Radienfragmente von *Asterias* sich wenden. Also hat eine Lichteinwirkung mit der Selbstwendung nichts zu thun. Auch im Dunkeln wenden sich die einzelnen Strahlen von *Asterias* um. Die durch radiäre Schnitte isolirten *Asterina*-Radien *d* (Fig. 19) können sich ebenfalls, wenn auch langsam, wenden, aber sich nicht dauernd in der Ventrallage halten. Dasselbe gilt für die *n*-, *e*- und *c*-Strahlen (Fig. 18) von *Asterias* und *Astropecten*, welche, wie VULPIAN bei *Uraster* wenigstens für *c*-Strahlen bemerkte, viele ungeordnete Bewegungen machen und ebenfalls die normale Haltung, wenn sie dieselbe wieder eingenommen haben, nicht immer behaupten können. Daher wahrscheinlich der negative Befund von ROMANES und KRUKENBERG, welcher die *a*- und *c*-Strahlen (Fig. 18) von *Astropecten aurantiacus*, *pentacanthus* und *bispinosus* sich nicht umwenden sah. Ich habe die Selbstwendung derselben gerade bei diesen Arten oftmals (bei 14 bis 15°) vor sich gehen sehen. In der Regel beginnt die Pedicellenbewegung an der Spitze, mit einer Torsion derselben, dann extendiren sich die Füßchen der Mitte, dann die der Basis, wobei aber die *n*- und *c*-Strahlen (Fig. 18) leicht wieder umfallen und sich langsamer (ungeschickter) wenden. Dass dabei die Gewinnung eines Fixationspunktes wegen der Kürze der Radien und ihrer Pedicellen etwas schwieriger, als bei *Asterias* ist, hindert nicht die Selbstwendung, da diese mit einer Torsion des Radius ohne Fixation beginnt, somit die Ambulacralfüßchen allemal mit der Unterlage — bei meinen Versuchen schwere Glasplatten — sehr bald in Contact kommen.

Wenn aber das Radialmark des isolirten Radius etwa in der Mitte quer durchschnitten wird, dann ist die Selbstwendung unvollständig, oder, wenn vollständig, zufällig, da die physiologisch getrennten Abschnitte gar nicht mehr associirte Pedicellenbewegungen machen können. Besonders bei *Asterias* sah ich daher Spiraldrehungen und Rückwendungen leicht eintreten, genau so wie es ROMANES für den ebenso von ihm behandelten isolirten *Uraster*-Radius beschreibt und abbildet.

Am besten stellt man diese Versuche an großen Strahlen von *Asterias glacialis* an. Wird ein solcher gerade basal oder zu $\frac{2}{3}$ oder $\frac{1}{2}$ abgeschnitten, so wendet er sich auch im fließenden Wasser oft schnell um, mit der Spitze anfangend, und bleibt oft nach vielen

unzweckmäßigen Bewegungen, schließlich in der Normallage, indem er kriecht und klettert. Aber je kürzer das Strahlfragment ist, um so leichter tritt die Rückwendung durch Strömungen und Zufälligkeiten ein; und nach häufiger

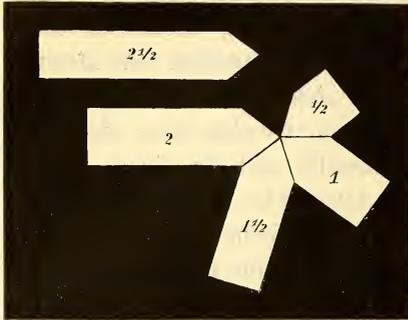


Fig. 20.

Wiederholung des Umlegens drehen sich die resecirten Stücke, e, nicht mehr um. Überhaupt verlieren isolirte Radien leicht ihr Selbstwendungsvermögen, z. B. in der Luft sehr bald, und im Wasser je kleiner die Stücke sind. Doch konnte ich bei *Asterias glacialis*, deren Radien ich bis auf $\frac{1}{2}$, auf 1, auf $1\frac{1}{2}$, auf 2 und $2\frac{1}{2}$ cm Länge abschnitt (Fig. 20), die

Selbstwendung, sowohl am ganzen Stück, wie an den einzelnen kurzen centralen Theilen der 5 Radien, zum Theil noch vor sich gehen sehen.

Dabei sind aber die längeren Stücke im Vortheil, und bei gleicher Länge eines Radiusfragments tritt, nach meinen Versuchen, die

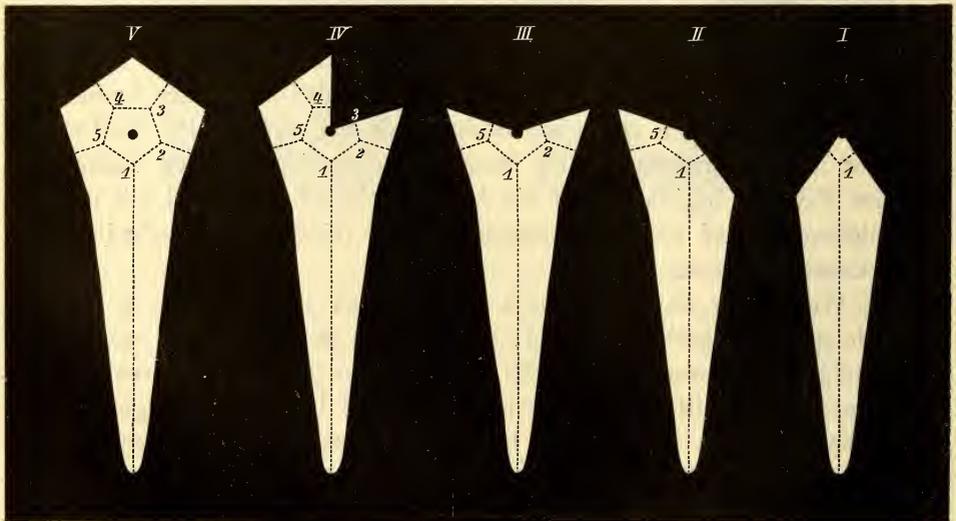


Fig. 21.

Selbstwendung um so sicherer und schneller ein, je mehr vom nervösen Centralring erhalten bleibt. Schneidet man von einer großen *Asterias glacialis* 4 Strahlen basal ab, so bleibt der fünfte mit dem

ganzen centralen Nervenfünfleck im physiologischen Zusammenhang. Einen so isolirten Radius nenne ich quincentrisc (Fig. 21 V), den durch 2 radiäre Schnitte von dem Scheitel des Winkels, den 2 Strahlen mit einander bilden, zur Mundöffnung, um einen Strahlentheil am Centrum beraubten Rest (Fig. 21 IV) quadricentrisc, den nur noch über 3 Ecken des centralen Fünfecks und sein eigenes Radialmark verfügenden Strahl tricentrisc (Fig. 21 III), den abermals um eine Ecke gekürzten bicentrisc (Fig. 21 II), den nur noch mit seinem Antheil am Centrum verbundenen unicentrisc (Fig. 21 I), endlich den basal ohne Centrumantheil abgetrennten Radius acentrisc (Fig. 18 c).

Diese 6 Stücke verhalten sich bezüglich der Selbstwendung, und auch in anderer Hinsicht, z. B. beim Kriechen, Klettern, ungleich, indem schon der unicentrische Strahl mehr als der acentrische, aber bei Weitem nicht soviel leistet, wie der bi- und vollends der tricentrische.

Ein Specialfall diene zur Erläuterung:

Ich legte einen IV-Strahl, einen I-Strahl und einen 0-Strahl (so heiße der Kürze halber der acentrische) umgekehrt oben auf eine schwimmende ebene Korkplatte. Alle 3 Radien waren derselben ganz frischen *Asterias glacialis* entnommen. Nach 10 Minuten hatte sich IV gewendet; er kroch schon unter die Platte in das Wasser, und war im Begriffe sie zu verlassen, um an die feststehende Wand sich anzuheften. Ich schnitt nun so viel vom Centrum ab, dass er ein III-Strahl wurde und legte diesen wieder umgekehrt oben auf den Kork. In 3 Minuten hatte er die Selbstwendung vollendet und kroch in das Wasser, sich an die untere Fläche anheftend, was nach 6 Minuten vollbracht war. Ich schnitt nun ein Dreieck heraus, so dass ein II-Strahl übrig blieb, und legte diesen umgekehrt oben hin. Schnell war er gewendet, binnen wenigen Minuten herumgekrochen und an der unteren Fläche am Kork angeheftet. Ich schnitt nun noch ein Stück ab, so dass ein I-Strahl daraus wurde; umgekehrt oben hin gelegt blieb derselbe jetzt liegen, und während der ganzen Zeit, einer halben Stunde, war der ursprüngliche I-Strahl mit der Selbstwendung nicht zu Stande gekommen. Der 0-Strahl hatte dazu 22 Minuten gebraucht. Er blieb mit den beiden I-Strahlen oben auf der Platte liegen.

Dieser Unterschied im Verhalten der Radien scheint mir von einer sehr großen Tragweite für die vergleichende Physiologie des Nervensystems zu sein. Denn er beweist, dass ein und derselbe

Strahl in locomotorischer Hinsicht und in Bezug auf zweckmäßige Fluchtbewegungen viel mehr leistet, wenn ihm 2 Ecken des centralen Nervenfünfecks noch zur Verfügung stehen, als wenn ihm nur seine Ecke oder keine verbleibt. Also leisten 2 functionell gleichwerthige Theile des Nervensystems zusammen qualitativ mehr als jeder für sich. Man kommt auf die Vermuthung, dass auch bei den höheren Thieren, und vielleicht auch dem Menschen, es nicht allein die qualitative Beschaffenheit der Ganglienzellen, sondern auch ihre Anzahl und Verbindung ist, welche höhere psychische Leistungen ermöglichen.

Ophiuren sind nur mit Einschränkung zu derartigen Experimenten verwendbar, wegen der geringen Anzahl und Ausbildung der Pedicellen. Die unicentrisch isolirten *Ophioderma*-Radien können sich jedoch, nach vielen ungeordneten Bewegungen, noch selbst wenden, die acentralen nicht, wie KRUKENBERG richtig bemerkte; die Selbstwendung acentrisch abgetrennter *Ophioderma*- und *Ophioglyph*a-Radien ist wenigstens ganz inconstant, nicht von Dauer und, weil nur durch die Schlangenwindungen bedingt, meistens wahrscheinlich zufällig. Für die Ophiuren ist also die Betheiligung des Centralringes nothwendig.

Aus dem Vermögen der isolirten, resecirten, centralen und peripheren Fragmente der *Asterias*, die Selbstwendung schnell zu vollziehen, folgt dagegen für diese gerade das Gegentheil. Es folgt ferner aus dieser merkwürdigen Thatsache, dass ganze Individuen nach erheblicher Schädigung und Ausschaltung einzelner Radienabschnitte, sich selbst wenden können, was auch in der That zutrifft; aber gerade hier ist von VULPIAN ermittelt worden, dass sehr viel auf die Art der Durchschneidung ankommt. *Asterias* und *Astropecten* wenden manchmal nach Abtrennung eines Radius die 4 Strahlen, nicht aber das Centrum, so dass der Mund länger oben bleibt als letztere, wie ich wiederholt bemerkte. Jedoch geht andere Male die Selbstwendung ebenso schnell wie normal vor sich. Dasselbe ergab sich für die durch Abschneiden der Spitzen mit den Augen blind gemachten Seesterne verschiedener Arten (auch *Uraster* nach VULPIAN). Meistens aber drehen sich, nach Ablösung eines Radius an der Basis, die 4 anderen ebenso schnell (bei *Asterias*, *Astropecten* und — nach VULPIAN — *Uraster*) um, wie das unversehrt Thier. Die Coordination kann sich dann ungestört bethätigen.

Ferner fand VULPIAN, dass die physiologische Isolirung eines Radius α durch 2 nicht zu tiefe interradiale Schnitte von den Strahlenwinkeln α und β aus (Fig. 22) nach dem Munde hin die Selbst-

wendung des *Uraster* erschwert; der Strahl *a*, des synergischen Fungirens beraubt, arbeite gewissermaßen für eigene Rechnung und widersetze sich der Wendung der 4 anderen Radien. Ich fand dasselbe für *Astropecten*, nur kann man nicht sagen, dass *a* sich der Wendung der 4 anderen Radien widersetze. Er dreht sich für sich um, zufällig entweder in demselben oder im entgegengesetzten Sinne, wie die anderen. Er kann auch halb gewendet bleiben. Nicht



Fig. 22.

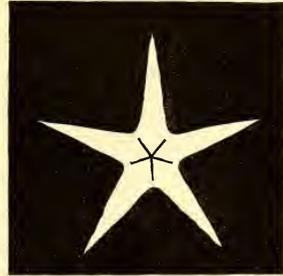


Fig. 23.

selten sah ich jedoch das ganze Thier trotz der 2 Einschnitte einschließlich *a* sich geschickt umwenden. Dann waren die 4 intacten Strahlen im Übergewicht und *a* wurde passiv mitgenommen. Ähnliches sah auch ROMANES bei *Uraster* nach Einschneiden in der angegebenen Weise.

Wird jedoch vom Munde aus der Nervenring eines *Astropecten* 5 mal durchschnitten, wie es Fig. 23 zeigt, dann verliert das Thier nicht, wie VULPIAN es für *Uraster* angiebt, sein Selbstwendungsvermögen, indem jeder Radius für sich (*en egoïste*) arbeite. Vielmehr sah ich wiederholt trotz dieser physiologischen Fünftheilung (ohne Verletzung des dorsalen Integumentes), entgegen ROMANES' Angabe, die Selbstwendung sich vollziehen, und zwar langsamer als normal und weniger sicher. Dass die Wendung zu Stande kommt, erscheint durchaus natürlich, da ja jeder einzelne Radius sich wendet und nur folgende Fälle möglich sind. Wenden sich die Radien gleichzeitig, so können sich wenden

| nach rechts | nach links | Erfolg |
|-------------|------------|----------------|
| 5 | 0 | Selbstwendung |
| 4 | 1 | Selbstwendung |
| 3 | 2 | zweifelhaft |
| 2 | 3 | zweifelhaft |
| 1 | 4 | Selbstwendung |
| 0 | 5 | Selbstwendung. |

Unter den 6 Fällen wird also in nur 2 die Selbstwendung durch die Commissurenschnitte zweifelhaft gemacht. Sie bleibt in der That bei der ungleichsinnigen Wendung von 3 gegen 2 Radien leicht aus. Solche Fälle wird VULPIAN vor sich gehabt haben. Ebenso ist seine Angabe, dass schon 3 solche Commissurenschnitte (wie in Fig. 23) statt 5 genügen, die Selbstwendung der 3 noch zusammenhängenden Strahlen zu verhindern, unrichtig für *Astropecten aurantiacus*. Dieselbe kann aber lange dauern und manchmal vielleicht ausbleiben. Ich habe sie, wie beim unversehrten Thier, stattfinden sehen. Die 2 mit den anderen 3 nicht mehr associirt sich bewegendem Radien können die Wendung nur verzögern. Endlich fand ich, auch entgegen VULPIAN'S an *Uraster* gemachter Beobachtung, dass nach einer ausgedehnten centralen Durchbohrung eines sehr großen *Astropecten* mit Zerstörung des Nervenringes, die Selbstwendung, wenn auch nur langsam und unsicher, eintreten kann. Da jeder einzelne Radius sich wendet und die Fälle 5 gegen 0, 4 gegen 1, 3 gegen 2 die einzig möglichen in der Anfangsstellung sind, so wäre es höchst unwahrscheinlich, wenn der erste nie vorkäme und die Majorität in den 2 anderen jedesmal gegen die Minorität unterläge, d. h. die Selbstwendung nicht zu Stande käme. Aber in diesen Fällen handelt es sich nicht um die von VULPIAN, trotz seiner unrichtigen Beobachtungen, richtig hervorgehobene Synergie oder Coordination, den »Consensus« der 5 Radien beim unversehrten Thier, sondern um ein zufälliges Zusammentreffen.

Die Harmonie der Radien zeigt hingegen, wie KRUKENBERG richtig wahrnahm, das zweier Radien durch glatte Schnitte beraubte Thier (*Astropecten*-Arten). Ich habe desgleichen 2 zusammenhängende Strahlen von *Asterias* sich selbst wenden sehen. Doch geschieht es dabei leicht, dass sie sich ungleichsinnig wenden und so eine Torsion des Ganzen zu stande kommt, welche coordinirtes Kriechen und Klettern hindert; immer aber wird sie durch Rückdrehung bald corrigirt.

Beim ganzen Thiere geschieht ersteres noch mehr wenn man, wie ROMANES bei *Uraster* es that, in jedem Radius etwa halbwegs das Radialmark durchschneidet. Die Selbstwendung wird dadurch begreiflicherweise enorm verzögert, aber nicht unmöglich. Auch völlig von allen Strahlen getrennte Scheiben der *Asterias glacialis* sah ich sich wenden und anheften und umherkriechen (s. oben p. 82 und 89), und zwar (Fig. 20, p. 100) auch dann noch, wenn drei Radienantheile der Scheibe durch radiäre Schnitte (je einen im Centri-

winkel von 72° mit dem Mittelpunkte der Mundöffnung als Scheitel) herausgeschnitten worden waren.

Somit ist gewiss, dass jeder Theil einer beliebigen Asteride, sei er peripher, sei er central, das Selbstwendungsvermögen besitzt und dasselbe nach der Isolirung bethätigt.

Für Ophiuren gilt dasselbe nicht, denn bei ihnen ist die Abhängigkeit der Strahlen vom Centrum viel weiter ausgebildet. Wie stark aber das Selbstwendungsvermögen mit centralem Organ sein muss, das geht aus vielen Versuchen hervor. Wenige Beispiele genügen zum Beweise.

Versuchsthier: Ophioglyphen und Ophiodermen.

Zwei radiäre Schnitte *a* und *b*, welche einen Strahl physiologisch isoliren, erschweren die Selbstwendung nicht, falls derselbe nur passiv bei der letzteren betheiligt war. Die anatomische Abtrennung aber kann, wahrscheinlich wegen zu starker Schädigung des Centralorgans durch die Schnitte *a* und *b*, die Selbstwendung verhindern. Als ich die 5 Radien jeden etwa zur Hälfte abgeschnitten hatte, ging die Selbstwendung, wenn auch langsamer, noch vor sich, nach Entfernung eines ganzen Strahles durch den Schnitt *c* am intacten Thier noch langsamer, zweier Strahlen durch die Schnitte *c* und *d* noch langsamer. Nach Verlust von 3 Radien durch die Schnitte *d*, *c*, *e* (die Schnitte *a* und *b* sind bei den 3 letzterwähnten Versuchen wegzudenken) macht die Scheibe viele vergebliche Versuche sich umzudrehen; es gelingt ziemlich selten, nach Ablösung eines 4. Radius durch den Schnitt *h*, noch seltener. Die Selbstwendungsversuche werden aber mit dem einzigen noch übrigen Strahl energisch fortgesetzt, dessen Windungen bald die Dorsallage, bald die Ventrallage herbeiführen.

Fünf radiäre Schnitte, wie *a* und *b*, heben das Selbstwendungsvermögen, wie ROMANES fand, auf. Derselbe Forscher sah, dass Halbierung einer Ophiure, so dass ein Stück 2, das andere 3 Radien behält, sehr oft aufeinander folgende Umwendungen und Rückwendungen beider Stücke zur Folge hat. Er schreibt diese alternirenden Wendungen der Reizung des nervösen Centralorgans durch die

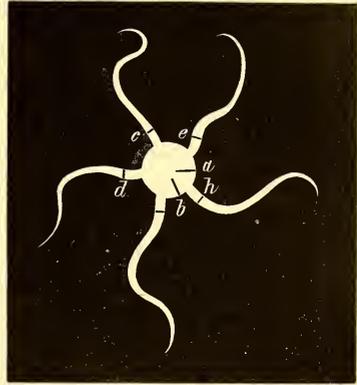


Fig. 24.

Schnitte zu, welche Reizung die gewöhnliche Locomotion bedinge, wegen des fehlenden Gegengewichtes der Strahlen aber trete ein Umfallen der Scheibe ein. Ich habe diese Versuche nicht wiederholt, aber durch andere eindeutige mit viel geringerer Verletzung des Centrum beweisen können, dass dieses zur Selbstwendung erforderlich ist.

Zunächst fand ich, dass Durchstechen des Radialmarks mit einer dicken Stecknadel geradeso wie Abschneiden des betreffenden Strahles an der Stichstelle die distale Portion desselben außer Function setzt. Sie macht nur windende ungeordnete Bewegungen, ohne die Selbstwendung des übrigen Thieres zu hemmen. Drei solche Stiche von 1 bis $1\frac{1}{2}$ mm Durchmesser, etwa 5 mm von jedem der 3 betreffenden Mundwinkel, ventral median, im Basaltheil jedes Radius (bei *Ophioderma longicauda*), verhindern die Selbstwendung vollständig, offenbar durch Unterbrechung der centrifugalen Leitung. Das Centralorgan bleibt dabei intact, kann aber den Widerstand der 3 physiologisch ausgeschalteten Strahlen nicht durch die 2 bleibenden überwinden und nicht mehr — wegen der Leitungsunterbrechung — mit ihnen zusammen wirken. Die Selbstwendung tritt nur ganz zufällig oder gar nicht mehr ein.

Dasselbe gilt für den Fall, dass 4 oder alle 5 Ecken des centralen Nervenpentagons ebenso durchstoehen werden. Sie liegen am Ursprung der Medianlinie jedes Radius nahe an je einem der 5 Mundwinkel bei *Ophioderma* (Fig. 13 p. 91 bei den Kreuzen 1, 2, 3, 4, 5). Ich stellte diesen Versuch auch so an, dass ich successive die 5 Radialgehirne durchstach, und constatirte schon nach Ausschaltung von zweien eine erhebliche Beeinträchtigung der Selbstwendungscoordination, nach Zerstörung von dreien eine noch weiter gehende. Die so physiologisch isolirten Radien wenden sich ebenso wenig wie die ganz abgelösten regelmäßig um.

Durch diese Versuchsreihe ist also die Nothwendigkeit des centralen Nervenringes für die Selbstwendung der Ophiuren bewiesen. Die Strahlen sind dagegen nicht in ihrer ganzen Länge und vollen Fünfzahl erforderlich. Es können sogar alle 5 fehlen, ohne dass die sonst unversehrte Scheibe aufhörte Wendeversuche auszuführen.

Letztere werden selbst dann noch, z. B. bei *Ophiomyxa*, lange Zeit fortgesetzt, wenn außer dem größten Theile der Radien noch ein großes Stück der dorsalen Hautdecke abgetragen worden ist.

Ähnliches gilt für Asteriden, da *Uraster* nach VULPIAN sich nach Ablösung eines $1\frac{1}{2}$ cm im Durchmesser haltenden Stückes des

dorsalen Integumentes noch geradeso wendet wie ein unversehrtes Individuum. Ich sah dasselbe bei *Astropecten*, dem ich ein noch größeres Stück abtrug und noch dazu einen ganzen Radius abge schnitten hatte.

Somit können es die etwa durch Berührung seitens des Bodens erregten, dorsalen peripheren Hautnerven nicht sein, welche zur Selbstwendung Anlass geben.

Betrachtet man genauer die Art und Weise, wie die Asteriden aus der Dorsallage heraus ihre gewohnte Haltung wieder einnehmen, so fällt zuvörderst die sehr starke und allgemeine Extension der Saugfüßchen auf, welche nach allen Richtungen hervorgestreckt und lebhaft hin und her bewegt werden. Besonders an den Radienenden, welche bald anfangen sich zu torquieren, ist das Spiel der Saugfühler sehr rege. Da werden auch gewöhnlich die Füßchen zuerst an den Boden geheftet, und nach und nach geht dieses Ansaugen centripetal vorwärts, gleichzeitig bei zwei, drei oder auch manchmal vier Strahlen, seltener bei allen fünf. Sind 2 oder 3 genügend festgeheftet, dann werden die übrigen übergeschlagen, wobei sie öfters — in flachen Schalen — die atmosphärische Luft passiren.

Die ganze Operation macht den Eindruck, als wenn ein »Consensus«, eine *action unifante*, wie VULPIAN sich ausdrückt, vorhanden wäre, die bei Wirbelthieren dem Centralnervensystem zukommt. ROMANES, welcher die Selbstwendung des *Uraster* geradeso schildert, nennt ebenfalls die Thätigkeit der Radien dabei eine gemeinsame (*concerted action*) und fügt richtig hinzu, dass wo die Füßchen sich nicht genügend festsaugen können, 2 oder 3 benachbarte Radien sich bieugend und zusammenlegend die Scheibe mitsammt den übrigen Radien wie ein Fulcrum überschlagen. Es kommt dann ein förmlicher Purzelbaum zu Stande. Diesen macht aber auch die sich leicht festsaugende *Luidia*, wie ich sehr oft sah, und zwar erheblich schneller als die *Astropecten*-Arten. Weder bei der einen noch bei den anderen ist übrigens die Art der Selbstwendung immer dieselbe. Ich habe auch *Asterias glacialis*, die mehrmals nach einander ohne Änderung der äußeren Umstände umgelegt wurde, sich bald so, bald anders wenden gesehen. Die Spiralen der torquirten Radien sind durchaus nicht jedesmal gleichsinnig, vielmehr arbeiten sich die Nachbararme Anfangs oft entgegen. Stets findet aber bald die Correctur statt, indem die festhaftenden die Wendung störenden Füßchen den Halt fahren lassen und die verkehrt herum torquirten Strahlen sich wieder glätten. Für *Uraster* beschreibt ROMANES das-

selbe. Bei *Solaster* sah er eine größere Zahl benachbarter Radien, welche im Verhältnis zur Scheibe kurz sind, sich zugleich spiralig anheften und, wenn genug Füßchen genügend fest hafteten, die ganze Scheibe sich nachziehen. Ich vermute, dass bei *Heliasaster* diese Art der Selbstwendung ebenfalls vorkommt. Außerdem sah ich größere Exemplare von *Astropecten* und *Asterias glacialis*, wenn sie sich selbst wendeten, die Tulpenform als seltenes Übergangsstadium annehmen. Dabei sind alle 5 Radien gerade nach oben gerichtet, während die Scheibe noch auf der Dorsalseite liegt, oder die Scheibe steht schon vertical und alle Radien sind fast senkrecht zu ihr, wie die Blätter einer Tulpe, zusammengelegt, dem Boden parallel. Die Mannigfaltigkeit der Formen sich selbst wendender Seesterne ist groß und keine Art wendet sich nur auf eine Weise. *Astropecten aurantiacus* z. B. kann sich, wie ROMANES wahrnahm, ohne alle Betheiligung seiner Füßchen, die dabei jedoch lebhaft bewegt werden, dadurch wenden, dass er seine Scheibe hebt, auf den Spitzen von 3 oder 4 Radien ruhend, und dann, zwei unterschlagend, die frei gehaltenen oben herumwirft. Ich habe dieses bei großen Individuen öfter als bei kleinen bevorzugte Manöver ebenfalls auffallend schnell verlaufen sehen, z. B. in 5 Minuten. Aber auch hierfür gilt, dass sich kein *Astropecten* ganz genau nach demselben Schema 2mal hinter einander selbst wendet. Immer findet eine Anpassung an die Haftfläche statt, und je nachdem diese convex, concav, eben, rauh, geneigt ist, wird die Wendung erleichtert oder erschwert, so oder so bewerkstelligt. Namentlich die sich leicht fest ansaugende *Asterias glacialis* benutzt bei ihrer Selbstwendung jeden Vorsprung, jede Unebenheit des Bodens und, wo es angeht, die Wand zur Anheftung.

Im Gegensatz zu dieser Verschiedenartigkeit der Bewegungen bei Asteriden drehen sich die Ophiuren, einen einfachen Purzelbaum schlagend, fast alle nach derselben Schablone um, wenn man sie auf die Dorsalseite gelegt hat. Bei *Ophiomyxa* bedingt die Länge der 5 Radien insofern eine Modification, als sie oft in wenigen Sekunden mit erstaunlicher Muskelkraft, ohne die peripheren Radienhälften zu verwenden, sich umklappt, wie das Blatt eines Buches umgelegt wird beim Lesen. *Ophioglypha*, *Ophioderma*, *Ophiothrix*, *Ophiactis*, *Amphiura* erheben die Scheibe, auf ihre Radien sich stützend, stemmen sich dann auf 2 derselben sehr fest und geben mit den 2 Nachbarn dieser der gehobenen Scheibe einen Stoß oder Schub von unten, so dass in der Regel sie selbst mit dem 5. Radius

oben und der Scheibe übergeschlagen werden, ähnlich wie es bei *Astropecten* oben angegeben ist. Diese Ähnlichkeit hebt auch ROMANES für die Britischen *Brittle-stars* hervor. Sie ist dadurch auffallend, dass bei Ophiuren wie bei *Astropecten* (in diesem Falle) die Füßchen zur Selbstwendung nicht benutzt werden. Jedoch sieht man öfters bei *Astropecten* auch in diesem Falle, wie bei *Asterias*, *Echinaster* u. a., dasselbe, was ROMANES an Echiniden beobachtete: ein starkes Hervortreten der Füßchen der oberen Radien unmittelbar vor der Vollendung der Selbstwendung, so dass gewissermaßen die Berührung der Unterlage anticipirt oder vorbereitet wird. Hierin liegt ein neuer Beweis für die centrale Coordination, der alle Füßchen unterstehen, gleichviel ob die Bewegung des Strahles, wie gewöhnlich, eine Torsion von der Spitze zur Basis oder eine Wälzung um die Längsachse oder eine convexe Biegung oder eine aus diesen Factoren zusammengesetzte und wechselnde Bewegung bei der Selbstwendung ist.

Von besonderem physiologischem und psychologischem Interesse war es nun für mich zu ermitteln, wie solche Seesterne, die nur mit Hilfe der Füßchen sich selbst wenden können, sich verhalten, wenn letztere durch Gifte, Erwärmung, Reizungen, mechanische Hindernisse zum Theil außer Thätigkeit gesetzt werden. Zunächst die Giftwirkung.

Curare und Curarin. VULPIAN's Vergiftungsversuche mit Curare (1859) ergaben kein bestimmtes Resultat. Doch schienen die Thiere (*Uraster*) gelähmt zu werden. STEINER (1875) fand, dass ein 128 g schwerer Seestern (*Uraster rubens* ?) 10 Minuten nach ventraler, centraler Injection von 5 mg Curare sich noch selbst wendete; 49 Minuten nach der ersten Injection wurden nochmals 5 mg injicirt; 5 Minuten später Selbstwendung. Aber 3 Stunden nachher, während welcher das Thier nicht beobachtet wurde, konnte es sich nicht wenden, obgleich die Füßchen ihre Beweglichkeit behielten. Einem zweiten Exemplar wurden 10 mg injicirt; es verlor nach 33 Minuten sein Wendungsvermögen. Ein drittes und letztes Exemplar konnte sich 5 Stunden nach Injection von 5 mg noch selbst wenden.

STASSANO (*L'action du curare* in den *Mém. de la soc. de biol. Paris* 1883. p. 60—61) injicirte *Astropecten*, *Asterias glacialis*, Holothurien Curarelösungen subcutan. Aber nach Injection großer Mengen waren die Thiere kaum afficirt. Die Seesterne wendeten sich, auf den Rücken gelegt, zwar nicht mehr um, aber die Füßchen blieben beweglich.

Ich habe *Asterias glacialis* dadurch mit Curare und Curarin zu vergiften versucht, dass ich die Substanz in sehr großen Mengen in den leeren Magen brachte. Sie wurden aber dadurch nach mehr als einer Stunde ihres Selbstwendungsvermögens nicht beraubt; die Füßchen bewegten sich, hefteten sich fest und beteiligten sich bei den energischen Selbstwendungen wie im Normalzustande. Da sich vermuthen ließ, die Wirkung sei nur deshalb so schwach, weil das Gift allzusehnell wieder ausgeschieden werde, so brachte ich die Thiere in Curarelösungen. Sie mussten dann bei Füllung des Wassergefäßsystems immer neue Giftmengen aufnehmen. Aber selbst ein prolongirtes derartiges Curarebad verminderte nicht erheblich die Bewegungen der Ambulacalfüßchen. Daher setzte ich diese Versuche nicht fort.

Blausäure. Auch dieses Gift verhindert nach gelegentlichen Versuchen, die ich an *Astropecten*, *Luidia* und *Asterias* anstellte, die Selbstwendung nicht, wenn etwa 15 Tropfen einer 12^o/_oigen Lösung ventral auf das Centrum geträpfelt werden. Die Füßchen an der betroffenen Stelle verlieren zwar ihre Erregbarkeit für mechanische Reize, aber die Wendung tritt nichtsdestoweniger leicht ein. Einige Tropfen einer *Ophioglyph*a in den Mund, also dicht an das nervöse Centralorgan gebracht, hinderten auch deren schnelle Selbstwendung nicht (vgl. p. 43).

Nicotin. Wenn eine *Asterias* in einer flachen Schale, deren Seewasser nur wenig wässeriges Tabaksblätterextract zugemischt worden, auf den Rücken gelegt wird, so ziehen sich fast alle Füßchen schnell zurück, und es kommt zu keiner Selbstwendung. Anfängliche, spärliche Wenderversuche werden bald aufgegeben. *Ophioglyph*a kann sich in solchem Seewasser, in dem nur einige Tabaksblätter aufgeweicht wurden, ebenfalls nicht oder nur ein- bis höchstens zweimal selbst wenden. Ihre 5 Radien bleiben meist starr emporgestreckt. *Ophiothrix* wendet sich darin gar nicht um. Erholung ist selten erzielbar. Wenn auch die Reizbarkeit der Füßchen (bei *Asterias*) noch tagelang bleiben kann, das Selbstwendungsvermögen kehrt nach einem Nicotinbade von nur wenigen Minuten sehr schwer oder gar nicht zurück (vgl. p. 43).

Alkohol. Als ich einer kleinen *Asterias glacialis*, welche sich behende selbst wendete, jeden der 5 Radien 10 Secunden lang zu $\frac{2}{3}$ in 70^o/_oigen Alkohol tauchte, dann suchte sie sich zu wenden mittels der Füßchen des letzten Drittels und des Centrums, indem sie die Spitzen der Radien und dann diese selbst convex umbog, während

die alkoholisirten Füßchen retrahirt blieben. Die Selbstwendung geht daher unter diesen Umständen sehr langsam vor sich (vgl. p. 44).

Äthyläther. Für diesen gilt dasselbe. Wenn ich einer sich leicht selbst wendenden *Asterias glacialis* durch Aufgießen von Äther in der Luft schnell alle 5 Strahlenspitzen unempfindlich mache, so wendet sie sich im Wasser dennoch, nur langsamer, indem sie jetzt nicht wie sonst die Füßchen der Spitzen zuerst zum Anheften verwendet, sondern die der Mitte jedes Strahles, was sofort an der Umbiegung der Spitzen erkannt wird. Noch deutlicher wird diese merkwürdige Anpassung an neue Verhältnisse bei Vergiftung mit

Chloroform. In einer kleinen flachen Schale, in welcher dem Seewasser ein wenig Chloroform beigemischt worden, wendet sich *Asterias* nicht. Sie bleibt darin auf dem Rücken liegen. Dasselbe gilt für *Astropecten bispinosus*. *Ophioderma* brachte zwar drei Selbstwendungen zu Stande, aber nicht die vierte. Sie erbrach sich. Alle diese Thiere erholten sich jedoch in frischem Seewasser von der Chloroformnarkose vollständig, so dass sie sich am folgenden Tage selbst wenden konnten (vgl. p. 44). Gerade wie Alkohol und Äther kann Chloroform dazu dienen die Anpassung, d. h. die den ungewöhnlichen, noch niemals vom Seestern erlebten Umständen angemessene Abänderung des Selbstwendungsmodus zu beweisen. Man braucht nur in der Luft einige Tropfen Chloroform ventral-central auf eine *Asterias glacialis* zu bringen, so werden daselbst die Füßchen schnell functionsunfähig. Das Thier wendet sich nicht mehr coordinirt, aber jeder einzelne Radius wendet sich für sich, der eine nach links, der andere nach rechts; das Centrum bleibt ungewendet bis Erholung eintritt. Wenn man dagegen jede der 5 peripheren Radiushälften mit Chloroform beträufelt (in der Luft), so werden sie für längere Zeit functionsunfähig und das Centrum bleibt intact, da das Thier sich, mit großer Langsamkeit zwar, weil ohne Hilfe der Spitzen, aber vollständig, selbst wendet und sogar mit den centralen Füßchen allein verticale Glaswände emporsteigt, wobei die 5 Spitzen nur passiv mitgehoben werden. Dieser Versuch ist also das reine Gegenstück zum vorigen. Er wird durch den folgenden ergänzt:

Bringt man in der Luft einige Tropfen Chloroform auf den Mund einer *Ophiomyza*, so verliert sie, auch wenn sie sofort in Seewasser zurückgelangt, schnell ihr Selbstwendungsvermögen (wegen Lähmung des peristomalen Nervenringes); sie macht lebhaft uncoordinirte Bewegungen mit den Radien und kommt dadurch, auf dem Rücken

liegend, unwillkürlich von der Stelle. Bei Ophiuren ist, wie ich zeigte, die Bewegung der Radien viel abhängiger vom Centrum, als bei Asteriden, daher der Unterschied: hier Autonomie der Strahlen, welche sich für sich selbst wenden, dort nicht.

Stüßwasser. Alle von mir geprüften Seesterne und Schlangensterne verlieren im Brunnenwasser in wenigen Augenblicken das Vermögen sich selbst zu wenden, erholen sich aber meistens im fließenden Seewasser innerhalb einiger Stunden, wenn das Bad nur wenige Minuten dauerte (vgl. p. 43). Die Wirkung des Süßwassers und der anderweitigen Entziehung der Seesalze (z. B. durch destillirtes Wasser) ist wahrscheinlich deshalb eine so schleunig lähmende, weil vermittels der Wassergefäße eine Wegspülung der letzteren inwendig und auswendig zugleich stattfindet und dadurch eine Art allgemeiner Wasserstarre eintritt, welche nur durch continuirliche Endosmose rückgängig gemacht wird.

Als ich eine kleine *Asterias glacialis* mit der Dorsalseite nach unten in Brunnenwasser gelegt hatte, machte sie entschiedene Wenderversuche, aber ohne die Füßchen hervorstrecken, also ist auch bei dieser, sich normal nie ohne Hilfe der Füßchen wendenden Art die Selbstwendungstendenz nicht mit einer Extension der Füßchen nothwendig verbunden. Schon nach 5 Minuten hörten die Bewegungen der Radien — Torsionen — auf; 5 Minuten später war die mechanische Reizbarkeit erloschen. Jetzt in Seewasser gelegt fuhr das Thier sogleich mit seinen Wendebewegungen fort, verharrte aber Stunden lang in einer nur zum Theil gewendeten Stellung, hilflos wie in der Wärmestarre. Bezüglich der Motilität gleicht dieser die Wasserstarre, so dass ein wärmestarres Thier von einem wasserstarren durch den Anblick oft nicht unterschieden werden kann. Das letztere erholt sich aber (über Nacht) vollständig.

Um näher den Einfluss der Erwärmung auf die Verzögerung und Aufhebung der Selbstwendung zu untersuchen, brachte ich die Seesterne in flache Glasschalen, welche durch Dampf von unten in einer großen Porzellanschale allmählich gleichmäßig an allen Punkten des Bodens zugleich erwärmt wurden. Aus den bereits mitgetheilten Versuchen (p. 63 bis 72) und einigen anderen ergeben sich folgende Werthe.

Beobachtet wurde die Selbstwendung im Wasser

| | noch bei | nicht mehr bei |
|--------------------------------|-----------------------|----------------------------|
| <i>Luidia ciliaris</i> | 18,8° | 22,9—30,5° |
| <i>Asterias glacialis</i> | 21,2—23,1° | } 25,0—28,1° 31,1—33,2° |
| Ein Strahl | 15° | |
| <i>Asterias tenuispina</i> | 16—18° | 23° |
| - | - | (schnell erwärmt) |
| - | 26,7—32,5° | 35° |
| - | - | (langsam erwärmt) |
| <i>Ophidiaster attenuatus</i> | 20,6—27,4° | 34° |
| <i>Asterina gibbosa</i> | 20—25,2° | 26,4—31° |
| <i>Astropecten aurantiacus</i> | 14,6° (in 1½ Minuten) | 26,8—34° |
| - | 15,4° (in 2½ -) | . |
| - | 20,9° (in 2½ -) | . |
| <i>Echinaster sepositus</i> | 18—22° | 26—30° |
| - | 20,5° (in 2 Minuten) | . |
| <i>Ophioderma longicauda</i> | 11,8—23° (schnell) | . |
| - | 25,6—27,4° (langsam) | 28,4° |
| <i>Ophiomyxa pentagona</i> | 13—16° | 27—28° |
| - | 23—26,5° | 29,9° |

Die letzten Zahlen ergeben sich aus Versuchen, welche folgendermaßen verliefen:

1) *Ophioderma longicauda*.

| Min. | Centigr. | |
|------|----------|---|
| 0 | 11,8 | } wendet sich schnell; |
| 4 | 14,9 | |
| 9 | 16,7 | |
| 14 | 18,0 | desgl. |
| 20 | 19,6 | wendet sich sehr schnell; |
| 22 | 20 | bewegt die 5 Radien auffallend lebhaft hin und her; |
| 27 | 23 | desgl.; wendet sich sehr schnell; |
| 37 | 25,6 | langsamer; |
| 40 | 26,6 | wendet sich noch langsamer; |
| 42 | 27 | bewegt sich langsamer; |
| 44 | 27,4 | wendet sich langsam (Optimum überschritten). |
| 47 | 28,4 | Mund sehr weit offen; wendet die Strahlen, wendet sich nicht mehr um; |
| 48 | 29 | sehr schwache Bewegungen; |
| 53 | 32 | (im Munde) fast bewegungslos. |

Min. Centigr.

| | | |
|----|----|--------------------------------------|
| 55 | 33 | Der Rumpf bleibt erhoben; |
| . | 36 | einen Augenblick: Temperaturmaximum. |

Hierauf in Wasser von 12° zurück. Keine Erholung. Wärmestarre. Am folgenden Tage keine Selbstwendung, obgleich immer noch vereinzelt Bewegungen der Spitzen stattfanden.

2) *Ophiomyxa pentagona*.

Min. Centigr.

| | | |
|----|------|--|
| 0 | 13,4 | wendet sich leicht; |
| 7 | 19,2 | von Zeit zu Zeit An- und Abschwellen der Scheibe, letzteres symmetrisch radiär; Selbstwendung lang-samer. |
| 14 | 26,5 | Wendet sich langsam, bewegt sich mehr. |
| 16 | 29,4 | Eigenthümliche Windungen der Spitzen. |
| 17 | 29,9 | Das Thier kriecht plötzlich sehr energisch heraus und fällt auf den Tisch; wieder hineingelegt wendet es sich nicht, |
| 18 | 30,9 | bleibt auf dem Rücken liegen; |
| . | 32,1 | einen Augenblick: Maximum. |
| 20 | . | Schnelle Abkühlung des Wassers. |
| 22 | 26,5 | Eine Bewegung; Strahlen starr; Scheibe weich. |
| 24 | 23,4 | Reizbarkeit groß; Selbstwendung nach Berührung eines Strahles. |
| 26 | 23 | Strahlen wieder glatt. Selbstwendung. Erholung. |

Die Flucht bei 29—30° ist ein Beweis für die Überschreitung des Optimum. Dasselbe liegt wahrscheinlich unter 27°, weil eine Unruhe schon vorher begann.

Min. Centigr.

| | | |
|----|------|---|
| 28 | 17,2 | Rumpf und Strahlen weich; Alles normal. Selbst-wendung sogar in der |
| 30 | . | Luft auf einer Glasscheibe schnell, also sehr kräftig. |

3) *Ophiomyxa pentagona*.

Min. Centigr.

| | | |
|----|------|--|
| 0 | 14 | wendet sich leicht; |
| 13 | 24,5 | beginnt unruhig zu werden. Verkrümmungen der 5 Strahlen; |
| 15 | 27,5 | wendet sich nicht mehr; |
| 17 | 32,3 | ruhig mit verschlungenen Radien. |
| 18 | 33 | Rumpf weich. |

Min. Centigr.

- 22 34,4 Keine Bewegung; bleibt auf dem Rücken liegen. Von jetzt ab Abkühlung.
- 125 16 Hat sich erholt; wendet sich leicht.

Aus diesen Bestimmungen geht hervor, dass die Asteriden und Ophiuren ungemein empfindlich gegen Temperaturerhöhungen sind, indem sie bei 22 bis 34° je nach der Art (der Dicke des Integumentes) ihr Vermögen, aus der Rückenlage in die gewöhnliche zurückzukehren, einbüßen. Sowie die maximale Temperatur des Meerwassers im Golf von Neapel (etwa 27°) erreicht wird, dauert die Selbstwendung viel länger, als normalerweise. Das Optimum ist dann jedenfalls längst überschritten.

Wird nicht das ganze Thier in warmes Wasser getaucht oder in solchem belassen, sondern eine kleine Menge heißen Wassers local applicirt, so hängt es nur von der Anzahl und Ausdehnung solcher Reizstellen ab, ob die Selbstwendung eine Unterbrechung erfährt. Dasselbe gilt für mechanische, chemische und elektrische Reizung während der Selbstwendung.

Wenn z. B. eine Stelle einer Ambulacralfurche der sich eben wendenden *Luidia*, *Astropecten* oder *Asterias* berührt, mit Schwefelsäure geätzt oder durch Inductionsströme erregt wird, so ziehen sich zwar an der Stelle alle Füßchen zurück, aber die Selbstwendung erfährt keine Unterbrechung. Legt man einen *Ophidiaster* auf die Dorsalseite und streicht mit einem Stifte durch die ganze Furche des zuerst spiralig gedrehten Strahles, so dass alle Füßchen desselben sich einziehen, dann torquirt er einen anderen Radius und fährt zunächst ohne Betheiligung des ersteren mit der Wendung fort, ein Beweis für das Anpassungsvermögen auch dieser trägen Seesterne, welcher durch alle meine Reizversuche an sich wendenden Asteriden bestätigt wird. Die Änderung des gewohnten Verfahrens geht sogar so weit, dass nach häufiger Wiederholung der unsanften Berührung der Füßchen auf dem Rücken liegender Seesterne schließlich die anfänglich ausgedehnte Irradiation der Reizwirkung nicht mehr eintritt. *Asterina* zeigt schon nach der 2. und 3. Berührung einen weniger ausgedehnten und weniger festen Verschluss; nach der 4. und 6. Reizung bleibt oft die Retraction auf die Reizstelle allein beschränkt, und die Selbstwendung wird dann durch erneute Berührung derselben, wenngleich die Furche local sich jedesmal schließt, gar nicht mehr unterbrochen wie zu Anfang (wegen der ausgedehnten Einziehung der Füßchen). Geradeso verhält sich *Ophi-*

diaster. Doch muss bei der Berührung allemal das Centrum geschont werden. Geschieht letzteres nicht, fährt man z. B. mit der elektrischen Pincette die ganze Furche sich wendender Luidien oder Asterien entlang bis an den Mund, so wird die Selbstwendung unterbrochen. Ganz circumscripste chemische Reizung mit einem Tropfen Säure hindert sie dagegen nicht im geringsten, weder bei dorsaler noch bei ventraler Application, auch wenn eine mächtige Gas-(Kohlensäure-)Entwicklung an der Reizstelle eintritt. Sie wird jedoch bei drei- und zweistrahligem Asteriden dann begreiflicher Weise sehr erschwert durch die Verminderung der verfügbaren Füßchenanzahl.

Ophiuren sind in dieser Hinsicht im Nachtheil. Ihre außerordentliche Empfindlichkeit gegen verdünnte Säuren (Essigsäure, Salpetersäure) bringt es mit sich, dass sie augenblicklich energische Fluchtbewegungen machen, wenn nur ein Tropfen auf einen Radius fällt; *Ophiomyxa* verlässt dann ihren Behälter, und *Ophioderma* verliert vorübergehend das Wendungsvermögen total, wenn durch Säure der Rücken angeätzt worden. Doch kann auch *Asterias* sich nicht mehr wenden, wenn auf alle 5 Strahlen nur wenig verdünnte Salpetersäure geträufelt wird, weil dann eine starke anhaltende Retraction aller Füßchen eintritt.

Auf anderem Wege ist es leichter ohne die geringste Schädigung der Thiere die Selbstwendung zu hemmen, nämlich durch Fesselung und Belastung derselben. Dabei fand ich, dass Asteriden und Ophiuren, wenn die Fesseln nicht zu fest sind, sich zuerst mit denselben umwenden und sich dann von ihnen befreien, wenn letztere aber mechanisch die Wendung unmöglich machen, sich zuerst befreien und dann umwenden. (Darüber weiter unten unter »Fluchtbewegungen«.)

Belastung eines auf dem Rücken liegenden Seesternes mit einer Glasplatte verhindert die Selbstwendung völlig, wenn das Gewicht derselben so groß ist, dass das Thier sie nicht heben und nicht durch Anheftung an ihre Unterseite darunter fort kriechen kann. Wenn aber die Locomotion und Hebung nur eben möglich sind, dann werden sie ausgeführt, wobei *Asterias*, *Echinaster* u. a. zunächst sich ansaugen und mit mannigfaltigen Torsionen der Radien und Hebungsversuchen stets partielle Umwendungen bewerkstelligen, sowie ein kleiner Spielraum durch die langsame Locomotion gewonnen worden ist. Daher kann man leicht die Wendung eines Seesternes durch Auflegen einer Glasplatte unterbrechen und hemmen. Ist sie

nicht zu schwer, so hebt er sie durch Fortsetzung der Wendebewegungen oder kriecht, sich an ihr anheftend (*Asterias*, *Luidia*), in der Dorsallage heraus und wendet sich dann erst völlig. Ist die Glasplatte so dick, dass beides unter der Last nicht eintreten kann, dann verharrt das Thier bewegungslos unter ihr, ist nach 24 Stunden weicher und platt gedrückt (auch *Astropecten*), seine Erregbarkeit minimal. Die Erholung ist dann schwer herbeizuführen. Wenderversuche werden auch nach der Befreiung oft nur wenige gemacht. Die Muskeln haben ihre Kraft verloren, vermuthlich durch Stagnation des Wassers im Wassergefäßsystem, welches sich unter dem starken Druck nicht mehr richtig füllen und entleeren konnte. Ähnliches tritt ein bei Befestigung der *Asterias* auf eine Glasplatte mit starken Kautschukringen, die die Radien andrückend im Centrum sich kreuzen. Doch ist gerade hierbei die Benutzung jeder Abnahme des Druckes zu partiellen Wenderversuchen sehr bemerkenswerth. Eine einfache Reflexmaschinerie lässt sich kaum vorstellen, welche im Stande wäre zu gleicher Zeit 1) die Rückkehr aus der Dorsallage in die Ventrallage, 2) die Befreiung von den festen Fesseln, 3) die Erhaltung des Gleichgewichts auf der vertical im Wasser hängenden Platte, 4) das abwechselnde Anheften und Ablösen von mehr als 1000 Füßchen, und dann noch 5) einen Fluchtversuch von der Platte weg zu Stande zu bringen. Dennoch leistet alles dieses *Asterias glacialis*.

Auch schon die Thatsache, dass viele Ophiuren in der Luft auf trockener Fläche sich selbst wenden, spricht für den rein centralen Ursprung des Impulses zur Selbstwendung. Ich habe zwar die letztere bei *Ophioglypha*, *Ophioderma*, *Ophiomyza* nicht jedesmal auf trockener Unterlage vor sich gehen gesehen; aber auf glatten, flachen Tellern mit so wenig Wasser, dass beim Wenden die Luft passiert wird, geschieht sie kaum langsamer, als im tiefen Wasser, und kräftige frische Exemplare wenden sich allemal auf trockenem Holz, Glas oder Stein in der Luft, wenn sie selbst nicht schon zuviel Wasser verloren haben, und kriechen noch lange auf dem trockenen Boden umher. Asteriden wenden sich, mit der Dorsalseite unten auf schwimmende Korkplatten gelegt, also in der Luft, nur schwierig um; auch *Ophidiaster* macht auf trockener Fläche sehr unvollständige Torsionsversuche und seine Strahlen werden nach einigen Stunden durch Wasserverlust halb so dünn wie vorher. Durch die schnellen Wendungen der Ophiuren in der Luft wird aber bewiesen, dass zur Selbstwendung im Wasser eine größere Muskelkraft verfügbar ist, als nöthig, denn das zu hebende Gewicht ist, wie schon

ROMANES mit Recht hervorhob, in der Luft erheblich größer als im Wasser.

Da aber bei allen diesen Versuchen eine Berührung der Thiere seitens der Unterlage, somit die Möglichkeit einer reflectorischen Auslösung des Selbstwendungsactes durch äußere Reize vorhanden war, so stellte ich noch eine Reihe von Experimenten an, um zu ermitteln, ob im Wasser frei schwebende Seesterne, namentlich große Asteriden, sich ebenfalls selbst wenden können. Diese Versuche haben mir viel Mühe bereitet und erst nach häufiger Wiederholung die Überzeugung gebracht, dass in der That auch frei schwebende Seesterne sich selbst aus der Dorsallage in die Ventrallage zurückwenden.

Zunächst einige Einzelfälle. Eine große *Asterias glacialis* wird central mit einer Stricknadel durchbohrt und diese in der Mitte mit einem conischen Korkstück versehen, das Thier dann, Ventralseite oben, am verticalen Drahte im Wasser aufgehängt. Alle Saugfüßchen werden sogleich maximal extendirt und von entschiedenen Wendeversuchen während mehrerer Stunden nichts bemerkt; aber am folgenden Morgen war das ganze Thier, mit Ausnahme des Centraltheils, gewendet. Alle 5 Radien hatten sich vollständig torquirt, so dass ihre Dorsalseite nach außen (oben) zu liegen kam. Hier hatte also jeder Strahl sich für sich gewendet. Da aber in ähnlichen Versuchen der eine oder andere Strahl sich an den Draht heftete und dann wendete, ist dieses Verfahren unbrauchbar. *Astropecten aurantiacus* in derselben Lage verhält sich ähnlich, macht aber mit allen 5 völlig unberührten Spitzen deutlich Wendeversuche und kann dadurch seine Lage so ändern, dass er wie eine umgekehrte Tulpe, mit der Dorsalseite nach außen, hängt. Ebenso andere *Astropecten*-Arten, welche auf kleinen Glassäulen ganz frei, genau central, mit der Mitte des Scheibenrückens aufliegen. Sie torquieren die Spitzen, bewegen sie nach oben und unten und heften sie an, wo ein Halt (z. B. am Boden) sich bietet, worauf sie, sich darauf stützend, leicht selbst wenden.

Aus solchen Versuchen geht hervor, dass central fixirte sonst frei im Wasser suspendirte Asteriden, ohne dass ihre Strahlen sich irgendwie anheften könnten, mit den letzteren unzweifelhafte Wendeversuche, oft mit Erfolg machen. Also ist für den Beginn der Selbstwendung ein Anheften der Füßchen ebensowenig wie eine Berührung derselben oder irgend eines Radiuspunktes erforderlich.

Dass aber auch ohne äußere Reizung des centralen Dorsaltheils die Wendung eintritt, beweisen Versuche folgender Art:

Einer *Luidia* durchstach ich 4 Radien an der Spitze mit je einer Nadel von etwa 5 cm Länge, so dass die Nadelköpfe an der Dorsalseite sich befanden. Darauf befestigte ich an jede Nadelspitze einen Würfel aus Kork und ließ so das große Thier dicht unter der Oberfläche des Wassers mit der Ventralseite oben horizontal schweben. Von oben gesehen erblickte man 4 mit Kork versehene und 3 freie Strahlen (Fig. 25). Dieses Thier machte nun nach sehr kurzer Zeit, während welcher es mehrfach alle Radien bewegte, die Selbstwendung, indem es einen vollständigen Purzelbaum schlug, *a* still hielt und *b* und *c*, mit großer Kraft den Zug nach oben überwindend, mitsammt den Korkwürfeln zurückbog. Hier

handelt es sich um einen complicirten Bewegungsact aus rein centralem Impulse, denn der Einwand, es seien *b* und *c* (oder 2 andere Radien) so lange aufs Gerathewohl hin und her, hinauf und hinab bewegt worden, bis eine zum Überschlagen oder Umfallen genügende Schwerpunktsverschiebung eintrat, wird durch die Sicherheit und Geschwindigkeit der coordinirten Muskelbewegungen widerlegt. Auch beweist der folgende Versuch, dass der Seestern sich ohne Berührung frei schwebend, mit Überwindung bedeutenden Zuges, selbst wenden kann.

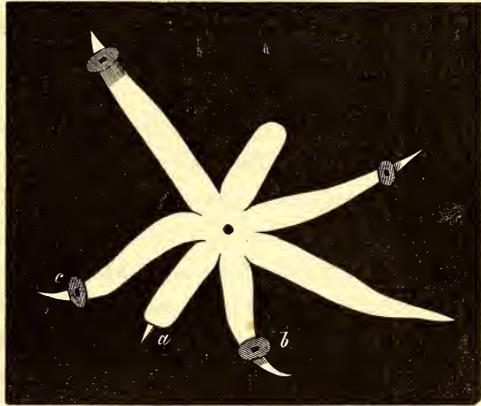


Fig. 25.

Einem großen *Astropecten aurantiacus* zog ich durch jeden Strahl nahe an der Spitze einen dünnen Faden, an welchen je ein Kork befestigt wurde, so dass das mit der Ventralseite nach oben gerichtete Thier mehrere Centimeter unter dem Wasserniveau schwebte. Es blieb, ohne entschiedene Wendebewegungen zu machen, so längere Zeit, indem es die 5 Korke bald einander näherte, bald von einander rückte, von der Tulpenform zur Sternform und umgekehrt wechselnd, wie die Fig. 26 andeutet.

Dabei senkt sich und hebt sich die Scheibe um mehrere Centimeter, und zwar so schnell, dass die Korke beim Senken merklich

mit in das Wasser herabgezogen werden. In den Pausen nahm ich nun viele Torsionen der Spitzen wahr: unzweifelhafte Selbstwendungsversuche, die aber wirkungslos waren. Während mehr als einer Stunde keine weitere Veränderung, da plötzlich bewegt das

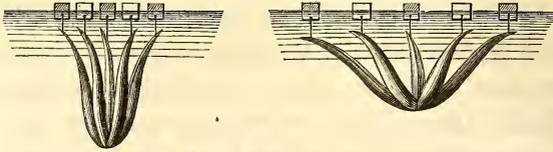


Fig. 26.

Thier den Radius mit dem kleinsten der 5 Korkstücke, welcher also am wenigsten dem Zuge nach oben ausgesetzt ist, abwärts und nach der Seite, schlägt die Spitze desselben unter einen Nachbarstrahl, so dass der kleine Kork, mit hinabgerissen, unter dessen größeren zu liegen kam, zog dann die beiden gegenüber befindlichen Radien central an, mit bedeutender Hebung der Scheibe — diese kam dabei mit dem Munde außer Wasser zu liegen — und bewirkte so eine erhebliche Verschiebung des Schwerpunktes und die Selbstwendung: es nahm die Tulpenform mit der Dorsalseite nach innen an, während bis jetzt die Ventralseite die innere gewesen war. Das Thier schlug also einen vollständigen Purzelbaum im Wasser, offenbar mit einer ungewöhnlichen Kraftanstrengung und nach einer sehr langen Latenzzeit. Denn obgleich die neue Art der Selbstwendung in der beschriebenen Weise mit langen Pausen 3mal stattfand, konnte ich innerhalb 6 Stunden das Thier nicht zu einer 4. Wendung bringen (auch nicht durch Abschneiden eines Korkes eines anderen Strahles nach Vergrößerung des Korkes des erstgewendeten, um den auf ihn ausgeübten Zug zu verstärken). Als ich den Kork eines 3. Strahles kleiner nahm, erfolgten nur anhaltende effectlose Torsionen der 5 Spitzen. Diese sind jedoch theoretisch wichtig, weil sie beweisen, dass *Astropecten* auch ohne die Möglichkeit einer Anheftung unzweifelhafte Wendebewegungen selbst dann macht, wenn die ganze Dorsalfläche unberührt bleibt. Am folgenden Tage war das Thier völlig normal und wendete sich auf dem Boden wie sonst in weniger als 12 Minuten um.

Der Versuch beweist also, dass die Selbstwendung aus rein centralen Ursachen erfolgt, Seesterne ohne Haftpunkt sich wenden können und das Centrum einen ungleich starken Zug seiner Radien nach oben unterscheidet.

Diese Schlussfolgerungen werden durch weitere ähnliche, allerdings zeitraubende Versuche bestätigt, indem ein *Astropecten*, der nur an 4 Radien suspendirt ist, den 5. freien zuerst herabzieht. *Asterias glacialis* macht ebenfalls frei schwebend Wendetorsionen, verharrt aber stundenlang ungewendet in der ungewohnten Lage.

Die mittels eines Korkes und einer Nadel mit der Ventralseite nach oben im Wasser schwebend erhaltenen Ophiuren, besonders *Ophioderma*, machen sehr energische Selbstwendungsversuche. —

Die Gesammtheit der über die merkwürdige Erscheinung der Selbstwendung angestellten Experimente ergibt somit auf das Bestimmteste, dass es sich hier um eine Bewegung handelt, welche ohne äußere periphere Reflexreize zu Stande kommt.

Wenn aber das Centralorgan und, bei den Asteriden, sogar die untergeordneten Centren des Radialmarks resecurter Strahlenstücke den Impuls zur Selbstwendung aussenden, dann muss ihnen von irgendwoher der Anstoß dazu kommen. Entweder ist dieser Anstoß central oder centripetal. Im ersteren Falle könnte an eine durch die ungewöhnliche Lage bedingte Circulationsstörung gedacht werden. Ich habe jedoch Frösche, denen ich alle Eingeweide mit dem Herzen und den großen Blutgefäßen entfernt hatte, die verblutet und ganz blass waren, sich sehr schnell selbst wenden sehen. Ein solcher Einfluss ist also ausgeschlossen. Im zweiten Falle ließe sich an Hautreize denken. Aber, abgesehen davon, dass die unberührten schwebenden Seesterne sich auch umdrehen können, habe ich den völlig am Rumpf und an allen 4 Extremitäten enthäuteten Frosch, wenige Minuten nach Vollendung der Enthäutung, auch dann sich geschickt in der gewöhnlichen Weise selbst wenden gesehen, wenn ich ihm 24 Stunden vorher decapitirt hatte. Also hat VULPIAN, der ebenfalls die Frösche ohne Rücken- und Großhirn sich selbst wenden sah, Recht, wenn er die Tendenz zur normalen Haltung für central und unabhängig von einer Hautreizung ansah. GOLTZ ist im Irrthum mit der Behauptung, der enthäutete Frosch wende sich nicht (»Functionen der Nervencentren des Frosches« 1869, p. 74).

Schließlich bleibt für die Erklärung der Selbstwendung des Frosches zur Zeit kaum eine andere plausible Annahme übrig, als die von STEINER, welcher die Selbstwendung »Retrosubversion« nennend (»Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns«, Braunschweig 1885, p. 25), die durch die Rückenlage bewirkte Änderung der Muskelspannung und die damit gegebene Erregung centripetaler Nerven als nothwendig für die Erregung des Centrum — ich würde

es das Selbstwendungscentrum nennen — ansieht. Demnach wären es Muskel- oder Innervationsgefühle, die das merkwürdige Phänomen bedingen. Ich finde keinen Grund gegen die Anwendbarkeit dieser Hypothese auch auf Seesterne. Nur dass diesen natürlich viele Selbstwendungscentren zukommen müssen, da einzelne Stücke sich wenden. Die Ophiuren können nur im centralen Nervenring diese Centren haben, die Asteriden auch im Radialmark.

Abwehrbewegungen.

Schon durch die bisher mitgetheilten Beobachtungen über die Motilität der Seesterne, namentlich ihre Bewegungen zur Erhaltung des Gleichgewichts und ihre Locomotionen, ist es in hohem Grade wahrscheinlich geworden, dass diese Thiere nicht allein einer sehr ausgebildeten Coordination, sondern auch einer gewissen Wahl in ihrem Thun und Lassen fähig sind. Die zur Abwehr von Schädlichkeiten und von Eindrücken, welche Unlust zu erregen geeignet erscheinen, ausgeführten Bewegungen unterstützen diese Annahme durchaus. Und wenn frühere Beobachter, wie ROMANES und EWART, ausdrücklich erklären, sie hätten an Echinodermen niemals andere als Reflexbewegungen wahrgenommen, so widerspricht dem schon Manches in ihren eigenen Berichten (z. B. die Kletterkunststücke der Asteriden und das Aufsuchen der Nahrung bei Ophiuren).

Von dem Wunsche erfüllt, unzweideutige Beweise für selbständige psychische Functionen bei Seesternen und Schlangensterne zu haben, ließ ich es mir angelegen sein, sie sozusagen in Verlegenheit zu setzen, sie möglichst ohne Verletzungen in noch niemals erlebte Situationen zu bringen, welche die Erfindung von neuen Hilfsmitteln zur Abwehr, Flucht, Befreiung benöthigen. Reflexbewegungen sind dadurch charakterisirt, dass auf den Reiz normalerweise die Muskelcontraction schnell folgt und nur durch Vermittlung eines nervösen Centrum zu Stande kommt, indem ein centripetaler Nerv seine Erregung intercentral auf einen centrifugalen (Muskel-)Nerven überträgt. Alle Reflexbewegungen sind außerdem schon oft von dem ausgewachsenen Thiere ausgeführt worden. Die nun zu schildernden Abwehrbewegungen führten die Thiere zum ersten Male in ihrem Leben aus. Statt »Radius« oder »Strahl« setze ich dabei »Arm«, weil jene hier wie Arme fungiren.

Einer frisch gefangenen *Ophiomyxa* mit 4 Armen von 15 cm und einem autotomirten von nur 8 cm Länge, schob ich über den letz-

teren einen sehr eng anschließenden Kautschukschlauch von $5\frac{1}{2}$ cm Länge und 5 mm Lumendurchmesser, so dass $2\frac{1}{2}$ cm des Armes frei blieben und legte das Thier auf den Rücken. Sogleich versuchte es, mit dem beschuhten Arm oben, die Selbstwendung, welche jedoch missglückte, weil derselbe nicht hoch genug gehoben wurde. Das Thier ließ darauf einen anderen Arm nach oben gehen, wendete sich und kroch sofort schnell so, dass der bekleidete Arm hinten nachschleifte und durch die kleinen Unebenheiten des Bodens der Schlauch etwas abgestreift wurde. Als aber die völlige Abstreifung so nicht gelang, hielt das Thier an und bog einen Nachbararm so gegen den Kautschukschlauch (welcher Anfangs bis an die Scheibe vorgeschoben war), dass die kleinen Stacheln sich an den unteren Rand desselben anstemmten und einige kräftige Stöße des zu diesem Behufe sehr zweckmäßig gebogenen Armes genügten, den Schlauch vollends abzustoßen.

Bei Wiederholung der Beschuhung eines 15 cm langen intacten Armes wurde dieser beim Selbstwenden oben übergeschlagen, die Abstreifung durch Kriechen mit Reibung wieder vergeblich versucht, hierauf der bekleidete Arm vertical nach oben gehalten und hin und her bewegt, wie ein Metronompendel. Der schon durch das Schleifen auf dem Boden etwas gelockerte Schlauch stieg dann endlich durch die Schleuderbewegungen centrifugal an dem langen Arm vorrückend perpendicular empor und schwamm fort. Jetzt wurde der Arm wieder gesenkt und wie vorher horizontal bewegt.

Die dritte Beschuhung wieder eines anderen Armes desselben Exemplars hatte das Abbrechen des frei gebliebenen Stückes durch Selbstamputation zur Folge. Die Selbstwendung geschah durch Überschlagen eines unversehrten Armes und der beschuhte wurde dann etwas gehoben. Der Schlauch saß aber zu fest um den Armstumpf bis dicht an der Scheibe. Er wurde nun wieder gesenkt und dicht an die letztere angelegt, förmlich an ihr gerieben, der Schlauch rutschte aber nur wenige Millimeter centrifugal fort. Nach diesen erfolglosen Bemühungen ihn abzustreifen, trat eine längere Pause ein, dann auf einmal legte sich der lange Nachbararm fest auf den Schlauch, ihn sichtbar von oben gegen den Boden andrückend, und jetzt wurde der Arm gleichmäßig stetig aus ihm herausgezogen wie ein Finger aus dem festgehaltenen Handschuh! Darauf blieb der lange Arm auf dem Schlauch noch länger als 1 Minute liegen, ihn mit Gewalt zu Boden drückend. Endlich wurde er losgelassen und schwebte empor.

Am folgenden Tage schob ich demselben Individuum einen Kautschukschlauch von 9 mm Durchmesser, 37 mm Länge, 2 mm Dicke, über einen der noch 150 mm langen Arme bis an das Centrum. Jetzt zog sich derselbe sogleich 3 cm weit heraus und der Rest war dem Thiere in seinen Bewegungen kaum noch hinderlich. Es hob z. B. einen Arm über den Rand des flachen Gefäßes in die Luft, zog ihn zurück und trennte sich von dem Schlauch erst beim Wenden, nachdem ich es umgelegt hatte, indem es ihn emporsteigen ließ. Diese Hülse störte deshalb nicht, weil sie viel weiter war als die vom Tage vorher.

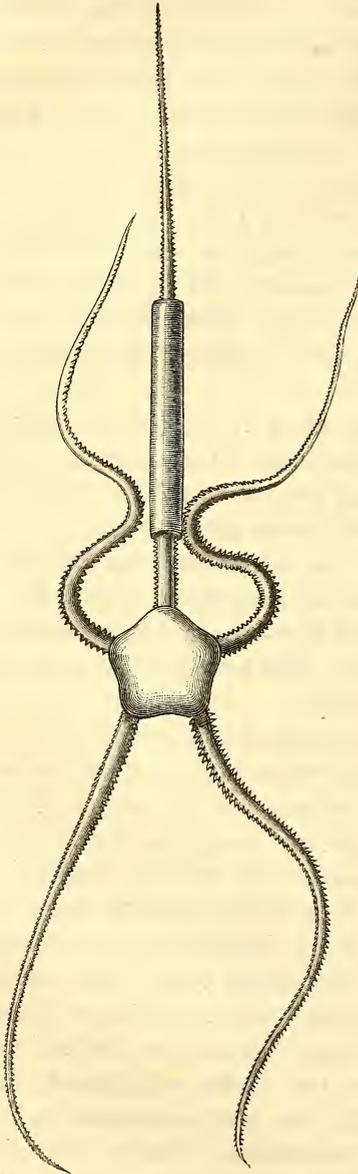


Fig. 27.

Sowie ich die letztere wieder überstülpte, stemmte sich ein Nachbararm mit einer seiner Stacheln gegen den Rand, bog ihn so, dass der beschuhte Arm nun aus dem fixirten Rohr centripetal schnell herausgezogen werden konnte und zugleich dasselbe weit fortgestoßen wurde. Die Fig. 27 giebt eine Skizze des Stadiums, in welchem der Schlauch eben entfernt werden soll.

Solcher Versuche habe ich an kräftigen Ophiomyxen nicht wenige stets mit demselben Endergebnis angestellt und demonstrirt.

Ophiodermen verhalten sich ebenso. Nur 2 Beispiele:

Einer frischen *Ophioderma longicauda* schob ich schnell einen enganschließenden 5 cm langen Kautschukschlauch über einen Arm bis an dessen Ursprung. Sofort Fluchtversuche: ein ganzer Arm

bis an dessen Ursprung. Sofort Fluchtversuche: ein ganzer Arm

wurde in die Luft über den Rand der flachen Schale gehoben, dann zurückgezogen. Hierauf wurde der beschuhte Arm hin und her bewegt, pendelförmig, zuerst langsam, dann immer schneller geißelförmig, schließlich rückte die Hülse von der Scheibe ab und wurde förmlich fortgeschleudert. Nach 5 Minuten war das Thier frei.

Nun wiederholte ich diesen Versuch mit einem größeren Individuum und sah, dass dieses, da der Kautschukschlauch zu fest saß, um wie eben abgestreift oder durch Schleuderbewegungen entfernt werden zu können, zuerst den einen, dann den anderen Nachbararm S-förmig biegend, mit den kleinen Zähnen gegen den unteren Theil des Schlauches andrückte und fortschob, während zugleich der ihn tragende Arm sich zurückzog (Fig. 27). Dauer des ganzen Versuches 13 Minuten. Weniger frische Thiere brauchen mehr Zeit zu dieser äußerst zweckmäßigen Abwehrbewegung. Die Latenzzeit kann eine Stunde überschreiten.

Aus den beschriebenen und ähnlichen leicht zu variirenden Versuchen ergibt sich zunächst, dass Ophiuren in 5-fach verschiedener Weise sich gegen die beim Tasten und Kriechen ihnen sehr hinderliche Bekleidung mit einem Schlauche vertheidigen: 1) streifen sie ihn ab durch Reibung am Boden, wenn er locker ist, 2) schleudern sie ihn fort durch geißelförmiges Hin- und Herwerfen, 3) drücken sie ihn fest gegen den Boden mit dem freien Nachbararm und ziehen den Arm aus dem dadurch fixirten Rohre heraus, 4) stemmen sie abwechselnd beide Nachbararme mit deren Zähnchen unten gegen dasselbe und schieben ihn ruckweise ab, 5) brechen sie durch Selbstamputation den Arm mit der unbequemen Bekleidung ab. Hilft das eine Verfahren nicht, dann wird das andere angewendet. Sehe ich hier von dem letzten, der Autotomie, ab, von der noch die Rede sein wird, so beweist schon allein die 4-fache Art der Abwehr, bei einem und demselben Individuum unter denselben äußeren Verhältnissen, dass hier kein einfacher Reflex vorliegt. Vielmehr besitzen die Ophiuren die Fähigkeit sich ganz neuen, von ihnen noch niemals erlebten Situationen schnell anzupassen.

Wenn Intelligenz auf dem Vermögen beruht, Erfahrungen zu machen, d. h. zu lernen, und das Erlernte in neuer Weise zweckmäßig zu verwerthen, so müssen also die Ophiuren sehr intelligent sein.

Niemals sah ich derartige complicirte Bewegungen bei Asteriden, und namentlich bei diesen nichts, was einem Wischen eines Radius mit einem benachbarten nach Reizung des ersteren ähnlich sähe.

Sticht man eine Insectennadel mit einem großen Korkstück dorsal in die Rückenhaut eines Strahles von *Luidia* oder *Asterias*, so wischt keine von beiden die Stelle. Die Nadel bleibt stehen. *Luidia* pflegt zwar dann öfters die Spitze des Radius centrodorsal spiralig zusammenzudrehen, aber dieser Vorgang ist meistens nur der Vorläufer einer Autotomie. Von Abbürsten oder Abreiben keine Spur, selbst wenn die Nadel eine bedeutende Abhebung der Rückenhaut — nach oben kegelförmig — wegen des starken Zuges des Korkes bewirkt, oder chemisch, thermisch, elektrisch gereizt wurde, so dass die Erregung der sensorischen Rückenbahnterven stark sein musste.

Uraster hat mir hierbei lebend nicht vorgelegen, aber es ist nach den Erfahrungen an anderen Asteriden sehr unwahrscheinlich, dass er, wie ROMANES und EWART ohne nähere Angaben bemerken, nach dorsaler Reizung eines Strahles mit dem Nachbarstrahl darüber hinfahre, als ob er etwas wegwischen (»bürsten«) wolle. Unrichtig ist jedenfalls die Verallgemeinerung, jeder Seestern verfare so. Vielleicht haben zufällige Coincidenzen die Beobachter getäuscht. Können doch nicht einmal die beweglichsten Ophioglyphen eine in 1 oder 2 ihrer Radien geführte Insectennadel sicher wegschieben; sie brechen den Strahl eher ab.

Die hauptsächliche Abwehrbewegung der Asteriden ist vielmehr nach den verschiedensten Reizungen die Einziehung der Ambulacralfüßchen und Verschließung des Ambulacralcanals. Von dieser Reflexaction war bereits ausführlich die Rede.

Hingegen habe ich noch über das Verhalten der Crinoiden oder wenigstens des Hauptvertreters derselben, des *Antedon rosaceus*, einige Beobachtungen gesammelt, welche sich hier passend anschließen.

Verzeichnis der Abbildungen in Holzschnitt.

| | |
|---|----|
| Fig. 1. Reiz-Irradiation bei <i>Asterias</i> | 39 |
| - 2. Desgleichen bei <i>Asterina</i> | 40 |
| - 3. Desgleichen bei derselben nach Radiärschnitten. | 45 |
| - 4. Desgleichen bei <i>Asterias</i> nach Radiärschnitten | 59 |
| - 5. Desgleichen bei derselben nach radiärer Amputation | 60 |
| - 6. Desgleichen bei derselben nach Basal-Amputation. | 61 |
| - 7. Reflexbahnen | 77 |
| - 8. Saugmechanismus | 82 |

| | | |
|---------|---|-----|
| Fig. 9. | Locomotion der Asteriden | 87 |
| - 10. | Richtungsänderung bei <i>Luidia</i> | 88 |
| - 11.) | Locomotion der Ophiuren | 90 |
| - 12.) | | |
| - 13. | »Enthirnung« der Ophiuren | 91 |
| - 14. | Locomotion der Ophiuren mit 4 Strahlen | 92 |
| - 15. | Isolirung der <i>Asterias</i> -Strahlen | 94 |
| - 16. | Klettern der Ophiuren an Asteriden | 95 |
| - 17. | Selbständige Umkehrung der Asteriden | 97 |
| - 18. | Resection und Ablösung eines Radius | 98 |
| - 19. | Isolirung eines <i>Asterina</i> -Radius | 98 |
| - 20. | Radiäre künstliche Theilung einer <i>Asterias</i> | 100 |
| - 21. | Isolirte Radien mit 1, 2, 3, 4, 5 Centren | 100 |
| - 22.) | Durch Commissurenschnitte isolirte Radien. | 103 |
| - 23.) | | |
| - 24. | Selbstwendung der Ophiuren | 105 |
| - 25. | Suspension der Luidien | 119 |
| - 26. | Suspension der Asteriden | 120 |
| - 27. | Abwehrbewegung der Ophiuren | 124 |
